

Aus dem Institut für Pflanzenernährung und Bodenkunde
der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

Einfluss der N-Form (Nitrat versus Ammonium)
und des Wasserangebotes auf das Wachstum der
Tomatenpflanze (*Lycopersicon esculentum* L.)

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Agrar- und Ernährungswissenschaftlichen Fakultät
der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

vorgelegt von
Dipl.-Ing.agr. Isgard Lugert
aus Uffenheim

Kiel 2006

Dekan:

Prof. Dr. J. Krieter

Erster Berichterstatter:

Dr. habil. J. Gerendás

Zweiter Berichterstatter:

Prof. Dr. H. Kage

Tag der mündlichen Prüfung:

20. Juli 2006

Gedruckt mit Genehmigung der Agrar- und Ernährungswissenschaftlichen Fakultät
der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

Inhaltsverzeichnis

Abbildungsverzeichnis	IV
Tabellenverzeichnis.....	VII
Abkürzungen.....	X
1 Einführung	1
2 Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes auf das Wachstum und den Wasserhaushalt sowie auf die Fruchtqualität von Tomatenpflanzen	5
2.1 Einleitung	5
2.2 Material und Methoden	6
2.2.1 Pflanzenanzucht und Nährlösungszusammensetzung.....	6
2.2.2 Versuchsbedingungen	9
2.2.3 Probenahme und Schlussernte	9
2.2.4 Bestimmung des Wasserhaushaltes	10
2.2.5 Bestimmung der Chlorophyllgehalte und SPAD-Werte	11
2.2.6 Bestimmung der elektrischen Leitfähigkeit und des pH-Wertes	12
2.2.7 Bestimmung von Ammonium und Nitrat im Perkolat sowie Nitrat im Pflanzenextrakt.....	12
2.2.8 Bestimmung vom Gesamtstickstoff und Kalium sowie von Osmolyten in Blattextraktionen.....	12
2.2.9 Bestimmung der Inhaltsstoffe der Tomatenfrucht.....	13
2.2.10 Zusatzversuch zur Ermittlung einer optimalen Gefäßgröße	15
2.2.11 Zusatzversuch zur Ermittlung der Wirkung des Nitrifikationshemmers	15
2.2.12 Auswertung	16
2.3 Ergebnisse	17
2.3.1 Morphologische Effekte der N-Form und des Wasserangebotes	17
2.3.2 Effekt von N-Form und Wasserangebot auf die Nährstoffaufnahme ...	24
2.3.3 Effekt von N-Form und Wasserangebot auf den Wasserhaushalt.....	28
2.3.4 Effekt von N-Form und Wasserangebot auf die Fruchtbildung und die Qualität der reifen Früchte	35
2.4 Diskussion	40

2.4.1	Beeinflussung des Wachstums und der Biomassenverteilung durch die N-Form und das Wasserangebot.....	40
2.4.2	Auswirkung der N-Form und des Wasserangebotes auf die Qualität der Tomatenfrucht	49
2.4.3	Beeinflussung des Wasserhaushaltes der Pflanze durch die N-Form und das Wasserangebot.....	54
2.5	Schlussfolgerung	58
3	<i>Einfluss der N-Form und des Begleitons zu Ammonium in Abhängigkeit vom Wasserangebot auf die Inhaltsstoffe und den Wasserhaushalt der Tomatenpflanze</i>	61
3.1	Einleitung	61
3.2	Material und Methoden	63
3.2.1	Pflanzenanzucht und Nährlösungszusammensetzung.....	63
3.2.2	Versuchsbedingungen	64
3.2.3	Probenahme und Schlussernte	65
3.2.4	Bestimmung von Chlorophyllgehalten und SPAD-Werten am Blatt	65
3.2.5	Bestimmung von Nitrat und Ammonium im Perkolat und Nitrat am Pflanzenextrakt.....	65
3.2.6	Bestimmung von Osmolyten in Blatt und Petiole.....	66
3.2.7	Bestimmung des relativen Wassergehaltes von Blattproben	66
3.2.8	Bestimmung anorganischer und organischer Anionen im Blattgewebe	67
3.2.9	Untersuchungen am Perkolat.....	67
3.2.10	Auswertung	67
3.3	Ergebnisse	68
3.3.1	Morphologische Effekte der N-Form und des Begleitons	68
3.3.2	Einfluss der N-Form und des Begleitons auf die Ionenbilanz	74
3.3.3	Effekte der N-Form und des Begleitons auf den Wasserhaushalt der gesamten Pflanze und den osmotischen Haushalt.....	83
3.4	Diskussion	92
3.4.1	Auswirkung der N-Form und des Begleitons auf die morphologischen Parameter und das Wachstum	92
3.4.2	Auswirkung der N-Form und des Begleitons auf die Wasser- und Nährstoffaufnahme sowie auf die Anionenverteilung.....	94

3.4.3	Auswirkung der N-Form und des Begleitons auf den Wasserhaushalt	98
3.5	Schlussfolgerung	102
4	<i>Einfluss des Begleitons zu Ammonium auf die Anionenverteilung innerhalb der Tomatenpflanze</i>	104
4.1	Einleitung	104
4.2	Material und Methoden	105
4.2.1	Pflanzenanzucht und Nährlösungszusammensetzung	105
4.2.2	Versuchsbedingungen	106
4.2.3	Probenahme und Schlussernte	108
4.2.4	Bestimmung vom Gesamtstickstoff und der ¹⁵ N-Gehalte im Pflanzengewebe	108
4.2.5	Bestimmung von Ammonium und Nitrat im Xylemsaft	109
4.2.6	Bestimmung anorganischer und organischer Anionen im Pflanzengewebe	109
4.2.7	Auswertung	110
4.3	Ergebnisse	110
4.3.1	Einfluss der N-Form und einer Zugabe von Chlorid zu Ammonium auf die Aufnahme und Verlagerung von Nitrat und Ammonium	110
4.3.2	Einfluss der N-Form und einer Chloridzugabe zu Ammonium auf die Verteilung von Anionen im Pflanzengewebe	115
4.3.3	Einfluss der N-Form und einer Chloridzugabe zu Ammonium auf die Zusammensetzung des Xylemsaftes	122
4.4	Diskussion	127
4.4.1	Welchen Einfluss hat die N-Form und das Begleitung auf die N-Aufnahme und die Zusammensetzung des Xylemsaftes?	127
4.4.2	Welche Auswirkungen hat das Begleitung auf die Anionenzusammensetzung im Pflanzengewebe?	130
4.5	Schlussfolgerung	134
5	Zusammenfassung	135
6	Summary	138
7	Literaturverzeichnis	141

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 2-1: Skizze des Versuchsaufbaus im Gewächshaus unter halbkontrollierten Bedingungen.	7
Abbildung 2-2: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W2 und W1) auf die gesamte Trockenmasse (TM _{ges}) zur zweiten Ernte (T2).....	19
Abbildung 2-3: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W2 und W1) auf das Spross/ Wurzel-Verhältnis zur ersten (T1) und zweiten Ernte (T2).....	21
Abbildung 2-4: Einfluss der N-Form und der Gefäßgröße (5 l, 1,8 l und 0,8 l) auf die Trockenmassenproduktion (oben), die Blattflächenentwicklung (mitte) und die Wurzeltrockenmasse (unten).	22
Abbildung 2-5: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W1 und W2) auf die Nitratgehalte im Blatt zur ersten (T1, oben), verglichen mit demselben Blatt zur zweiten Ernte (T2, mitte) und einem zu T2 phänotypisch gleichaltrigen Blatt (T2, unten).	27
Abbildung 2-6: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W1 und W2) auf die Transpirationsrate zur ersten (T1, oben) und zweiten Ernte (T2, unten) basierend auf den Messungen der letzten 3 (T1) bzw. 4 Tage (T2)	29
Abbildung 2-7: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W1 und W2) auf die Wasseraufnahmerate (WA) zur ersten (T1, oben) und zur zweiten Ernte (T2, unten), ermittelt über den kumulativen Wasserverbrauch der letzten 3 (T1) bzw. 4 Tage (T2) pro kg Wurzeltrockenmasse und Tag.....	31
Abbildung 2-8: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W2, links und W1, rechts) auf die Wassergehalte des Blattes (WG Blatt) und des Stängels (WG Stängel) zur ersten (T1, oben) und zur zweiten Ernte (T2, unten).	34
Abbildung 2-9: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W1 und W2) auf das Verhältnis zwischen Wasser- und Osmolytgehalt der Blätter der Blattposition 8 zur zweiten Ernte (T2). Mittelwerte (n = 4).	35
Abbildung 2-10: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W2, links und W1, rechts) auf die Chlorid-, Oxalat- und Nitratgehalte der Früchte, Reifestadium VI.	37
Abbildung 2-11: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W2, links und W1, rechts) auf die Chlorid- und Phosphatgehalte der Früchte, Reifestadium VI..	38

Abbildung 3-1: Einfluss der N-Form und des Begleitings auf das Wachstum der Tomatenpflanze in Versuch A unter normalem Wasserangebot (W2, oben) und mildem Wasserstress (W1, unten).	69
Abbildung 3-2: Einfluss der N-Form und des Begleitings auf das Wachstum der Tomatenpflanze in Versuch B zu ersten (T1, 50 TNBS, oben) und zweiten Ernte (T2, 64 TNBS, unten).	70
Abbildung 3-3: Einfluss der N-Form und des Begleitings auf den Wurzelanteil zur ersten (T1, 50 TNBS) und zweiten Ernte (T2, 68 TNBS).	71
Abbildung 3-4: Einfluss der N-Form und des Begleitings auf die Korrelation zwischen SPAD-Werten und Chlorophyllgehalten (Chl. ges.) unter normalem (W2) und geringem Wasserangebot (W1).	73
Abbildung 3-5: Einfluss der N-Form und des Begleitings auf die Anionensumme, gemessen an den Blattproben der 8. Blattposition zum Erntetermin..	76
Abbildung 3-6: Einfluss der N-Form und des Begleitings auf die Anionengehalte in Wurzel, Stängel oben (ob), Stängel unten (un), Petiole und Blatt zur ersten (T1) und zweiten Ernte (T2).	78
Abbildung 3-7: Einfluss der N-Form und des Begleitings auf die Summe aller Anionen (Nitrat, Chlorid, Sulfat, Phosphat, Oxalat, Malat, Citrat) zur ersten (T1, 50 TNBS, oben) und zweiten Ernte (T2, 64 TNBS, unten).	81
Abbildung 3-8: Einfluss der N-Form und des Begleitings auf die Summe der Zucker Glukose, Fruktose und Saccharose in den Petiolen und Blättern des Versuches B zur ersten (T1, 50 TNBS, linke Abbildungen) und zur zweiten Ernte (T2, 64 TNBS, rechte Abbildungen).	83
Abbildung 3-9: Einfluss der N-Form und des Begleitings auf die Wasseraufnahme- (gestreifte Säulen) und Transpirationsrate (durchsichtige Säulen) der letzten drei Tage des Versuches B zur ersten (T1) und zur zweiten Ernte (T2).	85
Abbildung 3-10: Einfluss der N-Form und des Begleitings auf die Beziehung zwischen Osmolyt- und Wassergehalt des Blattes (WG Blatt) unter normalem (W2, oben) und niedrigem Wasserangebot (W1, unten) in Versuch A.	88
Abbildung 3-11: Vergleich der beiden Verfahren zur Erfassung von Osmolytgehalten. Dargestellt sind alle Osmolytgehalte der Blätter und Petiolen der einzelnen Wiederholungen des Versuches B zur ersten (T1, 50 TNBS, oben) und zur zweiten Ernte (T2, 64 TNBS, unten).	90

Abbildung 3-12: Korrelation der Ionensumme von Nitrat und Chlorid in allen drei Behandlungen (NO_3^- , NH_4^+ m. Cl^- , NH_4^+ o. Cl^-) mit dem Osmolytgehalt in den Petiolen des Versuches B. Gemessen wurde sowohl zur ersten (T1, 50 TNBS) als auch zur zweiten Ernte (T2, 64 TNBS).....	91
Abbildung 4-1: Skizze der Saugvorrichtung, in die die dekapitierten Pflanzen eingesetzt wurden..	107
Abbildung 4-2: Einfluss der N-Form und des Begleitons auf die Stickstoffgehalte, die aus dem NO_3^- bzw. NH_4^+ der Nährlösung stammen (Ndff), bezüglich der Frischmasse der Wurzel (FMwu, oben), der Sprosstrockenmasse (TMsp, mitte) und der gesamten Pflanzentrockenmasse (TM-Pfl.ges).	111
Abbildung 4-3: Einfluss der N-Form und des Begleitons auf die Stickstoffverlagerung über die Wurzel und die einzelnen Stängelabschnitte bis hin zu den Petiolen. Angabe sind die drei Behandlungen (NO_3^- , NH_4^+ m. Cl^- , NH_4^+ o. Cl^-). ...	113
Abbildung 4-4: Einfluss der N-Form und des Begleitons auf die Stickstoffverlagerung innerhalb der Pflanze.....	114
Abbildung 4-5: Veränderung der NO_3^- , Cl^- und SO_4^{2-} -Konzentration in Abhängigkeit zur Anionensumme in der Wurzel (oben), im Stängel (mitte) und in der Petiole (unten) in der NO_3^- -Variante innerhalb von 40 Stunden (SNBS).....	116
Abbildung 4-6: Veränderung der NO_3^- , Cl^- und SO_4^{2-} -Konzentration in Abhängigkeit zur Anionensumme in der Wurzel (oben), im Stängel (mitte) und in der Petiole (unten) in der NH_4^+ m. Cl^- -Variante innerhalb von 40 Stunden (SNBS).....	117
Abbildung 4-7: Veränderung der NO_3^- , Cl^- und SO_4^{2-} -Konzentration in Abhängigkeit zur Anionensumme in der Wurzel (oben), im Stängel (mitte) und in der Petiole (unten) in der NH_4^+ o. Cl^- -Variante innerhalb von 40 Stunden (SNBS).	118
Abbildung 4-8: Konzentrationen der Anionen in den Blättern der Behandlungen (NO_3^- , oben; NH_4^+ m. Cl^- , mitte und NH_4^+ o. Cl^- , unten).	121
Abbildung 4-9: Carboxylatgehalte (Malat und Oxalat) in der Wurzel (oben), im Stängel (mitte) und in der Petiole (unten) bei den drei Behandlungen (NO_3^- , NH_4^+ m. Cl^- , NH_4^+ o. Cl^-).	125
Abbildung 4-10: Aufnahme von $\text{NO}_3\text{-N}$ aus der Nährlösung der Kontrolle (NO_3) gemessen in der Mikrodifffusion als NdN ("N derived from nitrate"; schwarzer Kreis) und als Nitrat des internen und externen Pools des Xylemexudates am Ionenaustauschchromatograph (schwarzes Dreieck)..	126

Tabellenverzeichnis

Tabelle 2-1: Zusammensetzung der Makronährstoffe der vier verschiedenen Stickstoffbehandlungen. Für das hohe Wasserangebot (W2) und den milden Wasserstress (W1) gelten die gleichen Nährstoffkonzentrationen.	8
Tabelle 2-2: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W2 und W1) auf Wachstum und Morphologie zur ersten Ernte (T1, 36 TNBS).	18
Tabelle 2-3: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W2 und W1) auf die Chlorophyllgehalte zur ersten Ernte (T1), gemessen an der 8. Blattposition..	19
Tabelle 2-4: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W2 und W1) auf Morphologie und Wachstum zur zweiten Ernte (T2, 82 TNBS).....	20
Tabelle 2-5: Wirkung des Nitrifikationshemmers DMPP in den drei Behandlungen (NO_3^- , NH_4^+Cl^- und $\text{NH}_4^+\text{SO}_4^{2-}$), ermittelt an den verbleibenden NO_3^- -N Gehalten im Perkolat zu fünf Probeterminen.....	23
Tabelle 2-6: Einfluss der N-Form auf die elektrische Leitfähigkeit (EC), den pH-Wert und die NO_3^- - bzw. NH_4^+ -Menge im Perkolat unter normalem Wasserangebot (W2) zu vier Probezeitpunkten.	25
Tabelle 2-7: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W1 und W2) auf die Gehalte an Gesamtstickstoff (Nges) und Kalium (K) im Blattgewebe, gemessen an den Blättern der Blattposition 8/ 9 zur ersten Ernte (T1).....	26
Tabelle 2-8: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W1 und W2) auf die Wassernutzungseffizienz bezogen auf die gesamte Biomasse (WUEt) bzw. nur auf den Spross (WUEsp) und der Einfluss auf den kumulativen Wasserverbrauch (WVkum) zur ersten (T1) und zur zweiten Ernte (T2).....	33
Tabelle 2-9: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W1 und W2) auf den Wassergehalt (WGtom), die Frischmasse der roten Tomaten (FM-VI) und die aller Tomaten (FMtom) einer Pflanze.....	36
Tabelle 2-10: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W1 und W2) auf den Glukose- und Fruktosegehalt der Frucht..	36
Tabelle 2-11: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W1 und W2) auf die Oxalat- und Citratgehalte der Frucht, gemessen an roten Tomaten der Reifegruppe VI zur zweiten Ernte (T2).....	38
Tabelle 2-12: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W1 und W2) auf die Gehalte an Lykopin und β -Karotin im Bezug auf die FM in der Frucht.....	39

Tabelle 3-1: Zusammensetzung der Makronährstoffe der vier verschiedenen Stickstoffbehandlungen. Für das hohe Wasserangebot (W2) und den milden Wasserstress (W1) gelten die gleichen Nährstoffkonzentrationen.	64
Tabelle 3-2: Einfluss der N-Form und des Begleitings zu auf die Blattfläche unten und oben (BF und BF ob) und die spezifische Blattfläche (SBF) des Versuches A zur Ernte (38 TNBS) unter normalem (W2) und geringem Wasserangebot (W1).....	72
Tabelle 3-3: Einfluss der N-Form und des Begleitings auf die Blattfläche (BF) und die spezifische Blattfläche (SBF) des Versuches B zur ersten (T1, 50 TNBS) und zweiten Ernte (T2, 64 TNBS).....	72
Tabelle 3-4: Einfluss der N-Form und des Begleitings auf die Chlorophyllgehalte (Chl. ges), das Verhältnis von Chlorophyll a/b und die SPAD-Werte des Versuches A unter normalem (W2) und niedrigem (W1) Wasserangebot... ..	73
Tabelle 3-5: PH- und EC-Werte der drei Behandlungen (NO_3^- , NH_4^+ m. Cl^- und NH_4^+ o. Cl^-) zu drei Messterminen: vor T1, zu T1 und zu T2 im Abstand von 3 Wochen.. ..	74
Tabelle 3-6: NH_4^+ -N-Konzentration der Nährlösung und des Perkolates der drei Behandlungen (NO_3^- , NH_4^+ m. Cl^- und NH_4^+ o. Cl^-) des Versuches B. Gemessen wurde zu drei Messterminen: vor T1, zu T1 und zu T2 im Abstand von 3 Wochen.....	75
Tabelle 3-7: Einfluss der N-Form und des Begleitings auf die Nährstoffgehalte der Blattproben der 8. Blattposition des Versuches A. Dargestellt sind die Anionen unter normalem (W2) und niedrigem Wasserangebot (W1).....	77
Tabelle 3-8: Einfluss der N-Form und des Begleitings auf die Gehalte an Malat, Oxalat und Citrat in Wurzel, Stängel (oben und unten), Petiole und Blatt zur zweiten Ernte (T2, 64 TNBS).....	80
Tabelle 3-9: Einfluss der N-Form und des Begleitings auf die Wassernutzungseffizienz (WUEt und WUEsp), die Transpirationsrate (Transp.r.) bezogen auf die letzten drei Tage und den kumulativen Wasserverbrauch (WVkum) in Versuch A. Dargestellt sind das normale (W2) und das niedrige Wasserangebot (W1).....	84
Tabelle 3-10: Einfluss der N-Form und des Begleitings auf die Wassergehalte der Blätter (WG Bl) und des Stängels (WG St) in Versuch A unter normalem (W2)	

und niedrigem Wasserangebot (W1). Blätter und Stängel wurden getrennt analysiert nach oberem (ob) und unterem Teil (un).....	86
Tabelle 3-11: Einfluss der N-Form und des Begleitings auf die Wassergehalte der Blätter (WG Bl) und des Stängels (WG St) in Versuch B zum ersten (T1, 50 TNBS) und zweiten Erntetermin (T2, 64 TNBS). Blätter und Stängel wurden getrennt analysiert nach oberem (ob) und unterem Teil (un).	87
Tabelle 3-12: Einfluss der N-Form und des Begleitings auf die Wassergehalte (WG) des Blattes, der Petiole und des Stängels sowie den relativen Wassergehalt (RWG), gemessen an der Blattposition 6 und 11 zur zweiten Ernte (T2, 64 TNBS) in Versuch B.	89
Tabelle 3-13: Osmolytgehalt der Blätter und Petiolen zur ersten (T1, 50 TNBS) und zur zweiten Ernte (T2, 64 TNBS) in Versuch B.....	91
Tabelle 4-1: Darstellung der signifikanten Effekte von Chlorid, Nitrat, Sulfat und der Anionensumme in der Wurzel, den Stängelabschnitten (unten, mitte, oben), in der Petiole und im Blatt auf Termin, Behandlung (NO_3^- , NH_4^+ m. Cl^- und NH_4^+ o. Cl^-) und die Interaktion von Termin und Behandlung.	120
Tabelle 4-2: Anionenzusammensetzung des Xylemsaftes der drei Behandlungen (NO_3^- , NH_4^+ m. Cl^- , NH_4^+ o. Cl^-) über 48 Stunden zu sieben Probeterminen (0 – 48 SNBS).	123
Tabelle 4-3: Nitrat- und Chloridgehalte in der Wurzel der drei Behandlungen (NO_3^- , NH_4^+ m. Cl^- , NH_4^+ o. Cl^-) über 48 Stunden zu sieben Probeterminen.	124

Abkürzungen

BF	Blattfläche
DMPP	Dimethyl-Pyrazolphosphat
EC	elektrische Leitfähigkeit
FM	Frischmasse
IC	Ionenaustauschchromatograph
NdfA	"N derived from ammonium" – NH_4^+ -bürtiges N aus der NL
Ndff	"N derived from fertilizer" – aus der NL stammendes N
NdfN	"N derived from nitrate" – NO_3^- -bürtiges N aus der NL
Nrel	N Gehalt relativ
RWG	Relativer Wassergehalt
SBF	Spezifische Blattfläche
SD	Standardabweichung
SE	Standardfehler des Mittelwertes
SE LOG	Standardfehler des Mittelwertes logarithmiert
SE SQRT	Standardfehler des Mittelwertes quadriert
SNBS	Stunden nach Behandlungsstart
SPAD	Messgröße zur Bestimmung des relativen Chlorophyllanteiles
Spr/ Wu	Spross/ Wurzel-Verhältnis
TM	Trockenmasse
TNBS	Tage nach Behandlungsstart
Transp.r.	Transpirationsrate pro m^2 Blattfläche und Tag
WA	Wasseraufnahmerate pro kg Wurzel Trockenmasse und Tag
WG	Wassergehalt
WVkum	kumulativer Wasserverbrauch
WUE	Wassernutzungseffizienz
WUEsp	Wassernutzungseffizienz bezogen auf die Trockenmasse Spross
WUEt	Wassernutzungseffizienz bezogen auf die Trockenmasse gesamt

1 Einführung

Die N-Form hat durch ihren Einfluss auf die Nährstoffaufnahme und den Metabolismus signifikante Auswirkungen auf die Produktivität der Tomatenpflanze (HAYNES UND GOH, 1978; KAFKAFI, 1990; GERENDÁS ET AL., 1997). Die häufigst gebrauchten N-Formen sind Nitrat und Ammonium.

Ammonium stimuliert das Wachstum (GERENDÁS UND SATTELMACHER, 1990) oder führt zu Wachstumsdepressionen (MAYNARD UND BARKER, 1969; WILCOX ET AL., 1985).

Grund hierfür könnte erstens die Akkumulation freien Ammoniums sein, was in der Literatur aber widerlegt wurde (GERENDÁS ET AL., 1995). Eine erhöhte Aufnahme von Ammonium führt zu einer Versauerung der Rhizosphäre, was sich wiederum negativ auf die Aufnahme weiterer Nährstoffe aus der Nährlösung auswirken kann (FINDENEGG ET AL., 1982). Diesem induzierten Nährstoffmangel kann mit einer entsprechenden Zugabe von CaCO_3 zur Nährlösung entgegen gewirkt werden. Jedoch ist zu beachten, dass verschiedene Nährstoffe bei unterschiedlichen pH-Werten eine optimale Verfügbarkeit aufweisen, weshalb eine Versauerung sowohl mit negativen als auch mit positiven Wachstumseffekten einhergehen kann (GERENDÁS, 1992; GERENDÁS, 1997).

Zweitens führt eine Ernährung mit Ammonium zu geringeren Gehalten an Carboxylaten. Grund hierfür ist eine geringere Kationenaufnahme und demzufolge eine geringere Synthese von organischen Säuren zur Aufrechterhaltung des pH-Wertes (RAVEN UND SMITH, 1976). Ein gewisser Carboxylatgehalt ist Voraussetzung für das Erreichen eines optimalen Wachstums (JUNGK, 1967), auch wenn die Regulation des intrazellulären pH-Wertes immer eine Veränderung in der Ionenbilanz und den Carboxylatgehalten bewirkt (MERKEL, 1973).

Als dritter Grund für eine verminderte Wachstumsrate wäre das Fehlen osmotisch wirkender Substanzen wie Nitrat, Kalium und Carboxylate zu nennen (CHAILLOU ET AL., 1986; RAAB UND TERRY, 1994). Eine eingeschränkte Osmoregulation geht einher mit einem geringeren Wassergehalt (GERENDÁS ET AL., 1997), der sich durch einen zu geringen Turgor negativ auf die Zellexpansion auswirkt. GERENDÁS ET AL. (1997) bestätigten dies mit Befunden über eine geringere Zell-

größe bei einer gleichzeitig größeren spezifischen Blattfläche von ammoniumernährten Pflanzen.

Viertens kann ein Überangebot von Ammonium auch zu Toxizität führen, wenn ein Mangel an C-Skeletten eine Detoxifizierung verhindert (HARADA ET AL., 1968; GANMORE-NEUMANN UND KAFKAFI, 1983). Die Konzentration von Ammonium in der Nährlösung ist daher pflanzenspezifisch und abhängig von dem allgemeinen Nährstoff- und Wasserangebot der Pflanze (HUSTED ET AL., 2000).

Fünftens fanden WALCH-LIU ET AL. (2000) auch eine Abnahme der Phytohormone bei Ammoniumangebot, die mit einem geringeren Blattwachstum einhergeht.

Ammonium wird immer in Verbindung mit einem Anion angeboten, meist mit Chlorid oder Sulfat. Die Auswirkung des Begleitons darf deshalb nicht vernachlässigt werden.

Chlorid als einwertiges Anion wird zwar leicht aufgenommen, jedoch ist die Aufnahmekapazität nur gering bzw. wird es in den Wurzeln zurückgehalten (PÉREZ-ALFOCEA ET AL., 2000), um Chloridtoxizität bei chloridsensitiven Pflanzen zu vermeiden. In Abhängigkeit von der Pflanzenart (MARSCHNER, 1995) ist Chlorid in der Pflanze nur bedingt mobil, was sich auch auf die Verlagerung von Ammonium und anderen Kationen auswirkt. Chlorid kann als alternatives Osmotikum zu Nitrat dieses völlig oder zum Teil in dieser Funktion ersetzen (CEREZO ET AL., 1997; ZHU ET AL., 1999; WALCH-LIU ET AL., 2000; VOOGT UND SONNEVELD, 2004). Sulfat als Begleitung wird besser verlagert, besitzt aber eine geringere osmotische Wirkung, was zur Beeinträchtigung des Pflanzenwachstums führen kann (MARSCHNER, 1995). Sulfaternährte Pflanzen nutzen als alternative Osmotika Zucker und Carboxylate (TINKER UND LÄUCHLI, 1988).

Nitrat dagegen benötigt einen größeren energetischen Aufwand bei der Reduktion in den Wurzeln und Blättern (FLORES ET AL., 2001; RAVEN, 1985). Gleichzeitig werden zur pH-Regulation in den Blättern Carboxylate synthetisiert, die über das Phloem in die Wurzeln transportiert werden (BIJLSMA ET AL., 2000). Nitrat stellt weiter ein wichtiges Osmotikum dar (MCINTYRE, 1997) und wird in den Vakuolen der Xylemparenchymzellen gespeichert. In jedem Fall ist die Reduktion von Nitrat von der Nitrat-Reduktase-Aktivität abhängig, ein Enzym, das sowohl von der Nitrat-Konzentration, als auch von dem Angebot an C-Skeletten und damit vom

Lichteinfluss abhängig ist (BIJLSMA ET AL., 2000). Nitraternährte Pflanzen weisen zwar eine höhere Photosyntheserate (CRAMER UND LEWIS, 1993), dafür aber eine unbeeinflusste (RAAB UND TERRY, 1994) oder sogar erhöhte Transpirationsrate auf (KHAN ET AL., 1994).

Beide N-Formen besitzen Vor- und Nachteile in ihrer Aufnahme und ihren Auswirkungen innerhalb des Metabolismus der Pflanze. Ein Mischangebot ist in der Literatur als die für die Pflanzenentwicklung der meisten Pflanzen günstigste Alternative beschrieben (MAGHRABI ET AL., 1985; SANDOVAL-VILLA ET AL., 1999).

Wichtig ist die N-Form nicht nur für die Entwicklung der Pflanze an sich, sondern im Speziellen auch für die Fruchtqualität, zu deren beschreibenden Parametern Aminosäuren und Amide, Zucker- und Carboxylate (GANMORE-NEUMANN UND KAFKAFI, 1983), Vitamine und Carotinoide, z. B. Lycopin, zählen. Da sowohl die N-Form einen großen Einfluss auf die Frucht besitzt, indem das K:N Verhältnis sich auf die Qualität der Frucht auswirkt (ADAMS, 1986; PAPADOPOULOS UND RENDIG, 1983) als auch das Wasserangebot (VEIT-KÖHLER, 1999), dürfen auch diese Aspekte nicht unberücksichtigt bleiben.

Mit den verschiedenen Auswirkungen der N-Form und des Begleitings (Cl^- versus SO_4^{2-}) auf die Pflanze, stellte sich innerhalb eines trilateralen Projektes unter der Beteiligung von Israel und Palästina die Frage, welche Interaktionen diese N-Formen mit dem Wasserangebot bezüglich des Wachstums und der Fruchtreife der Tomatenpflanze haben. Grund hierfür war der Kapitalerwerb durch die fortschrittliche Tomatenproduktion in Israel und Palästina, deren größtes Problem in der Bewässerung besteht. Innerhalb dieses von der DFG geförderten trilateralen Projektes wurde es ermöglicht, Feldversuche in Palästina und Israel durchzuführen und gleichzeitig spezielle Untersuchungen im Gewächshaus in Kiel vorzunehmen.

Prof. Kafkafi oblag der Feldversuch in Rehovot (Israel) unter besonderer Berücksichtigung der Interaktion von N-Form, Wasserangebot und Salzstress, da zur Bewässerung vorwiegend nur salzhaltiges Wasser zur Verfügung steht. Das Augenmerk lag insbesondere auf der Interaktion der Nitrat- und Chloridaufnahme,

also dem Potenzial durch Zufuhr von Nitrat den Einsatz von salzbelastetem Bewässerungswasser zu ermöglichen. Auch genotypische Unterschiede hinsichtlich der Interaktion von Nitrat und Chlorid und deren Einfluss auf den Ertrag wurden untersucht. Weiter erforschte diese Gruppe in einem rezirkulierenden Nährlösungssystem die Effekte eines Mischangebotes von Nitrat und Ammonium auf Melonen.

Die Gruppe um Dr. Khamis (Palästina) beschäftigte sich überwiegend mit dem Einfluss von N-Form und Salzgehalt auf das Ionengleichgewicht, Ertrag und Qualität der Tomatenfrucht. Dabei standen Analysen von Aminosäuren einschließlich Prolinen und Zuckern im Vordergrund (KHAMIS ET AL., 2001).

In Kiel fanden erste Versuche über die Auswirkungen der N-Form und des Wasserangebotes auf das Wachstum der Tomatenpflanze und die Fruchtqualität statt. Die Interaktion von N-Form und Wasserangebot wurde mit Hilfe von morphologischen Parametern untersucht, der Wasserhaushalt näher analysiert und nur am Rande auf die Parameter eingegangen, die die Fruchtqualität beeinflussen (Kapitel 2). Von jeder Pflanze wurden Tomatenfrüchte zu Dr. Khamis gesandt, der wie bereits oben erwähnt, weitere Qualitätsanalysen durchführte. Die Ergebnisse dieses Versuches führten zu weiteren Untersuchungen hinsichtlich der Wechselwirkung zwischen Wasserangebot und einem Mischangebot von Nitrat und Ammonium. Der Frage nach den Auswirkungen des Begleitings zur Ammoniumernährung auf den Wasserhaushalt und das Wachstum der Tomatenpflanze wurde detaillierter nachgegangen. Hierbei wurde insbesondere der Wasserhaushalt auf Blattbasis untersucht (Kapitel 3).

In einem letzten Versuch wurde mit Hilfe einer ^{15}N -Tracer-Technik auf die Auswirkungen des Begleitings (Cl^- versus SO_4^{2-}), auf die Aufnahme und Verlagerung von Ammonium, Chlorid und Sulfat eingegangen. Mit Hilfe eines Saugsystems konnte auch der Xylemsaft gewonnen und analysiert werden, um nähere Informationen über die Verlagerung der Nährstoffe zu erhalten (Kapitel 4).

Da jeder Versuch an sich diskussionswürdige Ergebnisse bringt, wurde auf die kumulative Form der Darstellung zurückgegriffen. Abschließend werden die Versuchsergebnisse der drei Kapitel zusammengefasst und wird ein Ausblick gegeben (Kapitel 5).

2 Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes auf das Wachstum und den Wasserhaushalt sowie auf die Fruchtqualität von Tomatenpflanzen

2.1 Einleitung

Die N-Form hat einen bedeutenden Einfluss auf Wachstum und Metabolismus der Pflanzen (HAYNES AND GOH, 1978; KAFKAFI, 1990 UND GERENDÁS ET AL., 1997). Mit Nitrat ernährte Pflanzen weisen oft einen großen Wuchs, einen großflächig ausgebildeten Blattapparat und ein starkes Wurzelsystem auf. Mit Ammonium gedüngte Pflanzen hingegen zeigen häufig Wachstumsdepressionen und ein geringeres Spross/ Wurzel-Verhältnis. Physiologisch übernehmen Ammonium und Nitrat verschiedene Funktionen in der Pflanze: Nitrat⁻ fungiert sowohl als Osmotikum als auch als Vorratsform für N (MCINTYRE, 1997). Ammonium benötigt zur Assimilation weniger Energie und kann den Nitratgehalt reduzieren, was bei Fruchtgemüse wie der Tomate eine geringere Rolle als bei Blattgemüse spielt (HÄNDEL AND WEHRMANN, 1986B; ZHU AND JIANG, 1994; FLORES ET AL., 2001; CHAPAGAIN ET AL., 2003). Während eine Ammonium-Ernährung zur Versauerung des Nährmediums und Ca-Mangel führen kann, resultiert eine Nitrat-Ernährung in einen erhöhten Energieaufwand der Pflanze und einen Antagonismus mit Chlorid, das Nitrat nur in einem bestimmten Rahmen als Osmotikum ersetzen kann (CEREZO ET AL., 1997).

Nicht nur die N-Form, sondern auch andere Umweltfaktoren wie Licht, Substrat und vor allem das Wasserangebot wirken sich auf das Wachstum aus. Ein geringes Wasserangebot hat auf das Wachstum und die morphologischen Parameter wie auch auf den Fruchtansatz (BASIOUNY ET AL., 1994; VEIT-KÖHLER, 1999) negative Auswirkungen, hingegen positive in Bezug auf die Qualität der Tomatenfrucht (NAGY, 1980; VEIT-KÖHLER, 1999), was sich insbesondere an den Zucker- und Carotinoidgehalten zeigt. Eine Kombination von mildem Wasserstress und Ammonium-Ernährung bringt durch seine höhere elektrische Leitfähigkeit (PETERSEN ET AL., 1998; AUERSWALD ET AL., 1999) eine geringere Biomassenproduktion und Erntemenge, dafür aber eine

bessere Fruchtqualität hervor (DORAIS ET AL., 2001). Eine Ammonium-Ernährung weist geringere Carboxylat- und Elektrolytgehalte auf, damit eine geringere Turgeszenz und eine verminderte Wasseraufnahme und ein vermindertes Wasserpotential (MAGALHAES UND WILCOX, 1983A). Chlorid als Begleitung kann diese Auswirkungen reduzieren, indem es sich durch seine Funktion als Elektrolyt günstig auf die Wassergehalte und Wassernutzungseffizienz auswirkt (HÄNDEL UND WEHRMANN, 1986B; VAN DER BOON ET AL., 1990).

Dieser Versuch beschäftigt sich mit der Reaktion der Tomatenpflanze auf ein hohes Ammonium-Angebot und die Interaktion der N-Form mit mildem Wasserstress. Das Augenmerk liegt hierbei sowohl auf den morphologischen und physiologischen Parametern als auch auf der Fruchtqualität. Dabei sollen keine toxischen Effekte erzielt werden, so dass die gewählte Nährlösungskonzentration einer im Gartenbau angewandten entspricht (VOOGT, 1993).

2.2 Material und Methoden

2.2.1 Pflanzenanzucht und Nährlösungszusammensetzung

Tomatensamen der Sorte "Daniella" wurden für 8 Tage in 0,5 mM CaSO_4 -Lösung vorgequollen und anschließend in mit Vermikulit gefüllten Anzuchtbehältern für 50 Tage kultiviert. In dieser Zeit erhielten die Pflanzen eine auf 50% verdünnte NO_3^- -Anzucht-Nährlösung, die bereits dieselbe Zusammensetzung von Nährelementen beinhaltete wie die spätere Nährlösung der alleinigen NO_3^- -Variante (Tabelle 2-1). Nach der Anzucht wurden die Pflanzen in Röhren ($d = 8 \text{ cm}$, $h = 45 \text{ cm}$, Füllvolumen = 1,8 l) überführt, deren unterste 5 cm mit Sand gefüllt und von den oberen 40 cm durch ein feinmaschiges, nicht durchwurzelbares GazeNetz getrennt waren. Kurz über dem Boden der Gefäße befand sich eine mit einem GazeNetz versehene Bohrung auf 2,5 cm Höhe, die den Abfluss des überschüssigen Wassers gewährleistete. Der obere Teil der Röhren wurde mit Perlite gefüllt, einem leichten, chemisch neutralen und sterilen Silikongestein mit leicht alkalischem pH bei einer geringen Pufferkapazität (GÖHLER UND MOLITOR, 2002). Zur Vermeidung von Evaporationsverlusten

wurde die Oberfläche mit Glasperlen abgedeckt. Eine gleichmäßige Bewässerung aller Wurzelzonen konnte mittels eines Infusionssystems auf 15 cm und 30 cm Höhe sowie über einen Trichter an der Oberfläche erzielt werden (Abbildung 2-1).

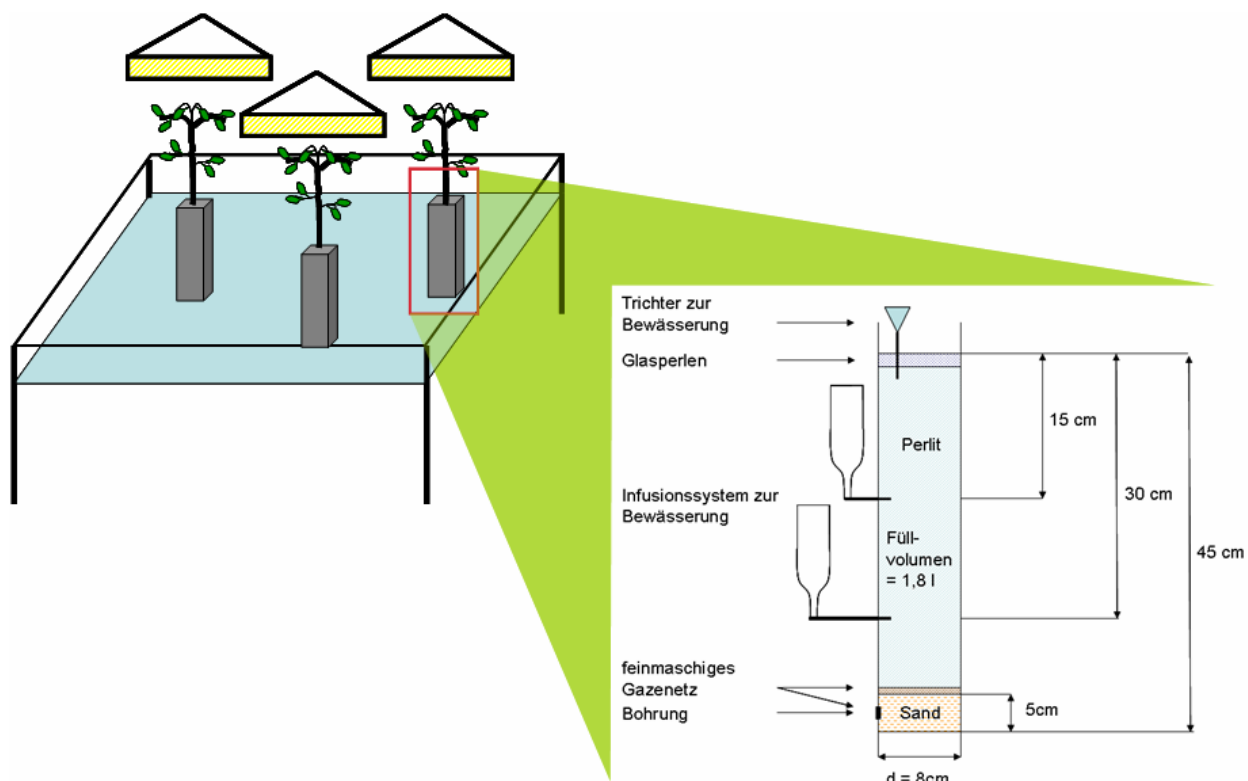


Abbildung 2-1: Skizze des Versuchsaufbaus im Gewächshaus unter halbkontrollierten Bedingungen.

Die Nährlösung wurde nach dem Anspruch der Pflanzen auf 10 mM N in den Verhältnissen $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$ von 100:0, 75:25, 50:50 und 0:100 eingestellt (VOOGT, 1993).

Die Chlorid-Konzentration wurde für alle Behandlungsformen so gewählt, dass Nitrat und Chlorid konstant 10 mM ergaben und alle Behandlungen über die gleiche Konzentration an N verfügten (Tabelle 2-1). Aufgrund des zu erwartenden Versauerungspotentials mit steigendem Ammonium-Anteil in der Nährlösung wurde das Substrat mit 50 g CaCO_3 für die 75:25 Variante, 100 g CaCO_3 für die 50:50 Varianten und 200 g CaCO_3 für die 0:100 Variante gepuffert. Mit dieser gestaffelten Kalkung sollte ein annähernd gleicher pH-Wert in allen Behandlungen erzielt werden. Zu jeder Behandlung wurde die gleiche Menge an DMPP in Höhe von 1% von N (ENTEC; BASF) als Nitrifikationshemmer hinzugefügt. Mikronährstoffe wurden ebenfalls in gleicher Menge allen Behandlungen beigemischt: 0,01 mM MnCl_2 , 0,004 mM ZnCl_2 ,

0,00075 mM CuCl_2 , 0,02 mM H_3BO_3 , 0,0005 mM $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24}$ und 0,015 mM Fe-NaEDTA.

Für alle Stickstoffbehandlungen wurde eine normale Wasserverfügbarkeit von 90% Wasserhaltefähigkeit (W2) und eine milde Wasserstressvariante (W1) von 60% festgelegt. Beide Wasserbehandlungen starteten drei Wochen nach Einführung der NO_3^- - bzw. NH_4^+ -Behandlungsformen. In den ersten beiden Wochen wurde die Nährstoffkonzentration für die Wasserstressvariante verdoppelt, um die Nährstoffvorräte im Substrat soweit anzuheben, dass den Pflanzen des milden Wasserstress trotz geringerer Nährlösungsgaben eine ähnlich hohe Menge zur Verfügung stand wie den Pflanzen des normalen Wasserangebotes. Für die weitere Durchführung wurde eine konstante Nährlösungskonzentration bis zur Fruchtreife gegeben, zu der die Kaliumkonzentration von 4 mM auf 6 mM erhöht wurde (1 Woche nach der ersten Ernte, 43 Tage nach Behandlungsstart), um den ansteigenden Kaliumbedarf zu decken. Das Einführen der Wasserniveaus wurde als der Beginn der verschiedenen Behandlungen für weitere Berechnungen festgelegt.

Tabelle 2-1: Zusammensetzung der Makronährstoffe der vier verschiedenen Stickstoffbehandlungen. Für das hohe Wasserangebot (W2) und den milden Wasserstress (W1) gelten die gleichen Nährstoffkonzentrationen.

SALZE	$\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$ Verhältnisse in mM			
	100:0	75:25	50:50	0:100
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	3	2,625	2,25	0
KNO_3	4	2,25	0,5	0
MgSO_4	1,3	1,3	1,3	1,3
K_2SO_4	0	0,875	1,75	2
KH_2PO_4	1,25	1,25	1,25	1,25
CaCl_2	0	0	0	1,5
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	0	0	0	1,5
NH_4Cl	0	2,5	5	7
Summe $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$	10	10	10	10
Summe $\text{NO}_3^- + \text{Cl}^-$	10	10	10	10

2.2.2 Versuchsbedingungen

Der Versuch wurde unter halbkontrollierten Bedingungen im Gewächshaus von Dezember 1999 bis Mai 2000 durchgeführt. Die Lufttemperatur betrug während des Tages 20°C, nachts 15°C in einem Tag/ Nacht-Rhythmus von 10/ 14 Stunden und einer Belichtungsintensität von 300-320 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD (Osram SONT-agri; Intensität gemessen auf Höhe der jüngsten Blätter). Der Versuch umfasste vier N-Formen ($\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$ Verhältnisse von 100:0, 75:25, 50:50 und 0:100), zwei Wasserstufen (W2 und W1), zwei Erntetermine (T1 und T2) und vier Wiederholungen. Alle 64 Pflanzen wurden individuell betreut und ständig randomisiert. Um möglichst nur einen Haupttrieb pro Pflanze zu erhalten, wurde am 26. April ausgegeizt. Zum Stadium des Tomatenansatzes musste im Gewächshaus sowohl *Encarsia formosa* (Schlupfwespe) gegen die Weiße Fliege eingesetzt, als auch bei Überschreitung des Schwellenwertes mit Bladafum II (Insektizid mit dem Wirkstoff Sulfotep) geräuchert werden.

2.2.3 Probenahme und Schlussernte

Es fanden zwei große Ernten statt, bei denen jeweils von jeder Variante vier Wiederholungen geerntet und die morphologischen Parameter wie Frischmasse, Höhe der Pflanze, Anzahl der Blatttriebe, Blütenanzahl und Tomatenanzahl, -reifegrad (nach Rotfärbung; LÓPEZ-ANDRÉU ET AL., 1986), -gewicht und -durchmesser festgehalten wurden. Die Pflanzenbiomasse wurde getrennt in Wurzel-, Stängel- und Blattfrischmasse gewogen sowie die Blattflächen gemessen (Messgerät für Blattflächen, Li-cor, Area Li 3100); anschließend wurden die Proben entweder bei 60-70°C für 48h getrocknet, um an ihnen die agronomischen Parameter zu ermitteln, oder in flüssigem Stickstoff schockgefroren und gefriergetrocknet. Der erste Erntetermin (T1) fand mit Erscheinen der ersten grünen Tomaten 36 Tage nach Behandlungsstart (TNBS, Reifestadium I, LÓPEZ-ANDRÉU ET AL., 1986), der zweite (T2) 46 Tage später (82 TNBS) statt, als alle Tomatenpflanzen über eine Tomate der Reifegruppe VI verfügten.

Die Reifestadien werden bei López-Andréu et al. (1986) wie folgt beschrieben:

I	grün	V	orange – rot
II	grün – gelb	VI	rot
III	gelb – orange	VII	dunkelrot
IV	orange – gelb		

2.2.4 Bestimmung des Wasserhaushaltes

Alle Pflanzen wurden täglich zweimal gewogen und anhand der verbrauchten Wassermenge gemäß ihres Wasserversorgungszustandes (W2 oder W1) gegossen. Hierbei wurde die Gießmenge gleichmäßig auf die beiden Infusionsanlagen und den Trichter an der Oberfläche aufgeteilt. Mit ansteigendem Wasserverbrauch fand ein Wiegen alle zwei Tage statt und der Transpirationsverlust konnte über das Mittel der vier Wiederholungen jeder Variante errechnet und entsprechend ausgeglichen werden.

Durch das Wägen wurde der kumulative Wasserverbrauch über die Vegetationsperiode, die Transpirationsrate pro Blattfläche und Tag sowie die Wasseraufnahmerate pro Wurzelfrischmasse und Tag bestimmt. Nahe liegend wäre es, die Wasseraufnahmerate auf die Wurzellänge oder –dicke zu beziehen. Da das morphologische Wurzelwachstum durch die Behandlungen nicht beeinflusst wurde, soll hier auf die Wurzeltrockenmasse als einheitliche Größe zurückgegriffen werden.

Weiter wurde für Blatt und Stängel der Wassergehalt ermittelt (VON WILLERT ET AL., 1995):

$$\text{WG (g g}^{-1}\text{)} = (\text{FM} - \text{TM}) / \text{TM}$$

Anhand der Basisdaten zum Wasserhaushalt konnte die Wassernutzungseffizienz bezogen auf die Trockenmasse der gesamten Pflanze oder der Sprosstrockenmasse errechnet werden. Bei der Wassernutzungseffizienz handelt es sich um den Zuwachs an Trockenmasse im Verhältnis zu der dafür benötigten Wassermenge.

$$\text{WUE (g l}^{-1}\text{)} = \text{TM} / \text{WV}_{\text{kum}}$$

$$\text{WUEt (g l}^{-1}\text{)} = \text{TM}_{\text{ges}} / \text{WV}_{\text{kum}}$$

$$\text{WUEsp (g l}^{-1}\text{)} = \text{TMS}_{\text{pross}} / \text{WV}_{\text{kum}}$$

mit: WUE: Wassernutzungseffizienz

WUEt: Wassernutzungseffizienz bezogen auf die Pflanzentrockenmasse

WUEsp: Wassernutzungseffizienz bezogen auf die Sprosstrockenmasse

WV_{kum}: kumulativer Wasserverbrauch über die Vegetationsperiode

2.2.5 Bestimmung der Chlorophyllgehalte und SPAD-Werte

Gesondert wurden noch Blattproben an ausgewählten Tomatenpflanzen genommen. Für diese Termine (Blühbeginn, Ernte 1 und Ernte 2) wurden jeweils Blätter junger, nahezu vollständig entwickelter Blattpositionen ausgewählt, d.h. zum ersten Termin Blätter der Blattposition 6, zum zweiten der Blattposition 8/ 9 und zum letzten der Blattposition 14-18, um eine Vergleichbarkeit der Ergebnisse zu gewährleisten. An den Blattproben ließen sich Frischmasse, Blattfläche (Blattflächenscanner, 100 Minolta, L MAN-AM), spezifische Blattfläche und SPAD-Werte (Chlorophyllmeter, SPAD-502, Minolta) ermitteln. Die Chlorophyllgehalte wurden nach einer Extraktion der gemahlenen Blattproben mit einer 80%-igen Azetonlösung unter Gegenwart von $\text{Mg}(\text{HCO}_3)_2$ am Photometer bei den unten angegebenen Wellenlängen (BRUINSMA, 1963) nach folgenden Formeln bestimmt:

$$\text{Chlorophyll a (mg l}^{-2}\text{)} = 12,7 \times A_{663} - 2,7 \times A_{645}$$

$$\text{Chlorophyll b (mg l}^{-2}\text{)} = 22,9 \times A_{645} - 4,7 \times A_{663}$$

$$\text{Chlorophyll ges (mg l}^{-2}\text{)} = 27,8 \times A_{652}$$

Die SPAD-Werte geben die relative Menge an Chlorophyllen an, die im Blattgewebe vorhanden ist. Ermittelt wird diese über die Durchlässigkeit des Blattes für rotes und infrarotes Licht bei einer Wellenlänge von 650 nm und 940 nm (CASTELLI ET AL., 1996). Bei dem Gerät handelt es sich um einen sogenannten SPAD-Meter, in dessen Küvette das Blatt eingespannt wird. Wichtig dabei ist, dass immer die gleiche Stelle des Blattes benutzt wird und die chlorophylllosen Adern ausgespart werden (EARL UND TOLLENAAR, 1997).

2.2.6 Bestimmung der elektrischen Leitfähigkeit und des pH-Wertes

Zu vier Terminen wurden alle Pflanzen des hohen Wasserniveaus auf Durchfluss gegossen, so dass das Perkolat aufgefangen, die Perkolatmenge, die elektrische Leitfähigkeit (EC) als Maß der Salzkonzentration und der pH-Wert bestimmt werden konnten. Die ersten drei Termine fanden im 3-Wochen Rhythmus statt, der letzte vier Wochen später. Der pH-Wert wurde mittels Teststäbchen ermittelt.

Der EC-Wert gibt die Leitfähigkeit der Lösung an und steigt mit zunehmender Ionenkonzentration. Er wird mit einem Leitfähigkeits-Messgerät ermittelt.

2.2.7 Bestimmung von Ammonium und Nitrat im Perkolat sowie Nitrat im Pflanzenextrakt

Nitrat wurde in Pflanzenextrakten, Ammonium und Nitrat in Perkolatproben am Autoanalyzer (AAll, Bran+Lübbe, Norderstedt, Deutschland) bestimmt. Gefriergetrocknetes Material wurde gemahlen (Retsch Kugelmühle) und mittels Heißwasserextrakt aufgeschlossen (GERENDÁS UND SATTELMACHER, 1995).

Für die Nitratbestimmung wurden die Extrakte im Autoanalyzer einer online-Dialyse unterzogen, woran sich die Reduktion des Nitrats zu Nitrit an einem granulierten Cadmiumreduktor anschloss. Es folgte die Umsetzung zu einem Azofarbstoff und die photometrische Bestimmung bei 540 nm.

Ammonium wurde mit Hilfe einer modifizierten Indophenolblaumethode bei 660 nm durchgeführt (GÖMPEL, 1992).

2.2.8 Bestimmung vom Gesamtstickstoff und Kalium sowie von Osmolyten in Blattextraktionen

Neben Nitrat und Ammonium wurde von derselben Blattprobe, die auch zur Chlorophyllbestimmung diente, der Gesamtstickstoffgehalt (Nges) am Elementaranalyser 1108 (Carlo-Erba, Milan, Italy), der an ein Massenspektrometer (Finnigan MAT Delta C) gekoppelt war, bestimmt.

Die Kaliumgehalte wurden im Aufschluss (NOVOZAMSKY ET AL., 1983) in einer Luft-Acetylenflamme in Gegenwart von 0,5% Lanthan am Atomabsorptionsspektralphotometer (AAS) ermittelt.

Als Osmolyte bezeichnet man in Lösung gegangene Stoffe wie anorganische und organische Ionen (Aminosäuren, Carboxylate) sowie lösliche Kohlenhydrate (Glukose, Saccharose), die sich osmotisch auswirken.

Die Osmolalität der wässrigen Lösung wurde an einem Osmomat 030 (Gonotec, Berlin) bestimmt. Die Blattproben der Blattposition 8 der zweiten Ernte wurden gefriergetrocknet, gemahlen und die Extraktion am Osmomat gemessen. Hierbei wurden vergleichend die Gefrierpunkte von reinem Wasser (0 °C) und von der Lösung (eine Salzkonzentration von 1 Osmol kg⁻¹ hat einen Gefrierpunkt von -1,86 °C) gemessen. Experimentell wird somit bestimmt, dass die Gefrierpunktniedrigung zu der Zahl der in einem bestimmten Flüssigkeitsvolumen gelösten Mole proportional ist. D.h. theoretisch besitzt jede ein-molale Lösung einer nicht dissoziierten Substanz in Wasser bei 0 °C ein osmotisches Potential, das einer Gefrierpunktniedrigung von 1,86 °C entspricht.

Zur Funktionsweise des Osmomat 030: Die zu messende Probelösung wird mit einem Kühlsystem unter den Gefrierpunkt gekühlt. Automatisch wird die Kristallisation mit Hilfe eines mit Eiskristallen behafteten Edelstahldrahtes eingeleitet. Durch die frei werdende Kristallisationsenergie steigt die Temperatur wieder spontan bis auf die Kristallisationstemperatur an. Dieser Punkt wird gemessen. Mit Hilfe einer Kryoskopischen Konstante wird die osmolale Konzentration berechnet (VON WILLERT ET AL., 1995).

2.2.9 Bestimmung der Inhaltsstoffe der Tomatenfrucht

Karotinoide

Lykopen und β -Karotin sind die wichtigsten Antioxidantien einer Tomatenfrucht. Beide wurden spektrophotometrisch (Spectrophotometer U 3000, Hitachi) nach NAGATA AND YAMASHITA (1992) bestimmt. Hierbei wurden in Stickstoff gefrorene Tomaten zerkleinert und mit einem Stabmixer zu einer Paste verarbeitet. Anschließend wurde die Paste mit einer Aceton-Hexan-Mischung im Verhältnis 2:3 versetzt und homogenisiert. Aus den Photometermessungen am zentrifugierten Homogenisat konnten nach

folgenden Formeln die Lycopin- und β -Karotingehalte, berichtigt um den Blindwert bei A_{750} , errechnet werden:

Lycopin ($\text{mg } 100 \text{ ml}^{-1}$) =

$$\begin{aligned} & -0,0458 \times (A_{663} - A_{750}) + 0,20 \times (A_{645} - A_{750}) + \\ & 0,372 \times (A_{505} - A_{750}) - 0,0806 \times (A_{453} - A_{750}) \end{aligned}$$

β -Karotin ($\text{mg } 100 \text{ ml}^{-1}$) =

$$\begin{aligned} & 0,216 \times (A_{663} - A_{750}) - 1,22 \times (A_{645} - A_{750}) - \\ & 0,304 \times (A_{505} - A_{750}) + 0,452 \times (A_{453} - A_{750}) \end{aligned}$$

Lösliche Kohlenhydrate

An den gleichen Proben wurde Zucker am Ionenaustauschchromatograph (IC, Dionex DX 300) bestimmt. Hierfür wurden mittels Heißwasserextrakt die Proben aufgeschlossen, verdünnt und mit Chloroform versetzt. Gleichzeitig wurde eine C18-Säule (Bakerbond spe. Octadecyl C18, 7020,01) gereinigt, indem mit 1 ml Methanol und zweimal je 1 ml H_2O bidest eventuelle Rückstände ausgewaschen wurden. Danach folgte ein Konditionieren der Säule mit der Probelösung, indem zweimal je 0,25 ml der Probelösung durch den Filter liefen, bevor 0,5 ml der Probe aufgefangen werden konnten. Die Kohlenhydrate wurden über das Detektionsprinzip mittels gepulster Amperometrie bestimmt. Ihre Retentionszeit an der PA-100 Guard und PA-100 Hauptsäule wurde bei einer Flussgeschwindigkeit von $1,5 \text{ ml s}^{-1}$ gemessen.

Als Eluenten dienten NaOH (200mM) und H_2O bidest im Verhältnis 40:60. Die Leitungen wurden vor jeder neuen Probe für 5 min mit H_2O bidest gespült, um eventuelle Verunreinigungen und Rückstände zu beseitigen. Als Standards dienten chemisch reine Zucker, in denen Glukose, Fruktose und Saccharose (Firma Sigma) enthalten waren. In den Proben konnten keine nachweisbaren Saccharosegehalte gefunden werden. Die Auswertung erfolgte mittels Peaknet 3.1 anhand der Peakflächen.

Anorganische und organische Anionen

Von den Anionen wurden Chlorid, Nitrat, Sulfat, Phosphat, Oxalat, Malat und Citrat am Ionenaustauschchromatograph über das Detektionsprinzip gemessen. Dabei wird die Leitfähigkeit bestimmt nach: $\text{OH}^- + \text{H}^+ \rightarrow \text{H}_2\text{O}$, das H^+ wird ausgetauscht durch Na^+ . Die Aufbereitung der Proben und deren Reinigung an der C18-Säule erfolgten wie bei den Kohlenhydraten. Als Regenerent diente H_2SO_4 (20 mM) und als Eluenten NaOH und H_2O bidest, die mit einem linearen Gradienten die ersten 15 Minuten in einem Verhältnis von 32:68 für zwei Minuten und ab der 17. Minute wieder linear bis zur 25. Minute gefahren wurden. Die Anionen wurden nach ihren spezifischen Retentionszeiten an der AS11-Säule ermittelt. Zwischen Pumpe und Autosampler wurde eine ATC-Säule eingebaut, die Carbonatrete zurückhielt. Die Auswertung der erhaltenen Peaks erfolgte ebenfalls mittels Peaknet 3.1 anhand der Peakfläche.

2.2.10 Zusatzversuch zur Ermittlung einer optimalen Gefäßgröße

Wie in 2.2.1 beschrieben wurden die Samen vorgequollen, angezogen und in drei verschiedene Gefäße umgesetzt. Dabei handelte es sich um kleine Röhren mit einem Volumen von 0,8 l, den im Versuch benutzten Röhren von 1,8 l und einem großen Eimer von 5 l. Alle Gefäße wurden mit Perlit gefüllt und die Oberflächen zur Vermeidung von Transpirationsverlusten mit Glasperlen bedeckt. Es wurden nur zwei N-Formen als Nährlösung verabreicht: eine alleinige NH_4^+ -Nährlösung (0:100) und eine alleinige NO_3^- -Nährlösung (100:0), deren Konzentration Tabelle 2-1 zu entnehmen ist. Von beiden Varianten gab es vier Wiederholungen, die im Abstand von vier Tagen gewogen und auf 90% ihrer Wasserhaltefähigkeit (normales Wasserangebot, W2) gegossen wurden. Nach fünf Wochen wurden die Pflanzen am 21. August geerntet und die Frisch- und Trockenmassen der Gewebeteile (Wurzel, Stängel und Blatt) bestimmt.

2.2.11 Zusatzversuch zur Ermittlung der Wirkung des Nitrifikationshemmers

Eimer mit einem Füllvolumen von 5 l wurden mit einem Perlit-Ackerboden-Gemisch (0,2 g Boden pro Liter Perlit) gefüllt. Drei Nährlösungsvarianten von 100:0 (NO_3^-),

0:100 (NH_4^+Cl^-) und 0:100 ($\text{NH}_4^+\text{SO}_4^{2-}$) wurden in einer Konzentration von 10 mM (Tabelle 2-1) angesetzt und mit dem Nitrifikationshemmer DMPP (BASF) versehen. Zusätzlich wurden zur Stimulierung der Mikroorganismen der jeweiligen Nährlösung Zucker in Höhe von 20 mg l^{-1} beigefügt. Alle drei Behandlungsformen hatten drei Wiederholungen.

Als Kontrolle wurden die NH_4^+Cl^- - und $\text{NH}_4^+\text{SO}_4^{2-}$ -Varianten nur mit Zucker und ohne DMPP versehen. Von den Kontroll-Varianten gab es je zwei Wiederholungen. Für fünf Wochen wurden alle 13 Eimer wöchentlich mit Nährlösung durchgespült und das Perkolat auf pH, elektrische Leitfähigkeit und NO_3^- -N Gehalte am Autoanalyzer untersucht.

2.2.12 Auswertung

Die Daten wurden mit Excel ausgewertet, statistische Signifikanzen und Interaktionen mit dem Programm SAS erfasst (SAS Institute Inc., Cary, NC 27512-80000, USA, Release, 2001). Zunächst wurden die Versuchsfaktoren auf ihre Signifikanz überprüft. Hierbei ging es vor allem um die Interaktionen zwischen N-Form und Wasserangebot innerhalb des untersuchten Pflanzenparameters. Die Unterschiede zwischen den Mittelwerten wurden auf ihre Signifikanz überprüft, wobei zur Wahrung einer versuchsbezogenen Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% auf den modifizierten T-Test zurückgegriffen wurde (Bonferroni-Holm-Test; HORN UND VOLLANDT, 1995). Signifikanzen sind in den Abbildungen und Tabellen mit Groß- und Kleinbuchstaben gekennzeichnet. Die Großbuchstaben stehen für den Einfluss des Wasserangebotes und die Kleinbuchstaben für den Einfluss der N-Form innerhalb eines Wasserniveaus. Gleiche Buchstaben hinter den Zahlenwerten zeigen keinen signifikanten Unterschied an. Um die für die statistische Analyse notwendige Varianzhomogenität zu gewährleisten wurde bei Bedarf auf eine Logarithmierung (SE LOG) bzw. Quadrierung (SE SQRT) der Rohdaten zurückgegriffen.

2.3 Ergebnisse

2.3.1 Morphologische Effekte der N-Form und des Wasserangebotes

In Bezug auf Morphologie und Wachstum wird vor allem die Trockenmassenproduktion sowohl von der N-Form als auch von der Wasserverfügbarkeit beeinflusst, wobei in diesem Versuch weder zum ersten Erntetermin (T1) noch zum zweiten (T2) eine Wachstumsdepression bei Ammonium-Angebot beobachtet werden konnte (Tabelle 2-2 und Tabelle 2-4).

Auffallend für die Jugendentwicklung der Tomatenpflanze zur ersten Ernte (Tabelle 2-2) ist die hohe Trockenmassenproduktion der ausschließlich mit Ammonium ernährten Pflanzen unter beiden Wasserangebotsstufen (W1 und W2). Dies ist auf die hohe Wurzeltrockenmasse zurückzuführen. Während die ammoniumernährten Pflanzen in Abhängigkeit vom Wasserangebot eine höhere Wurzeltrockenmasse (W1: 54% und W2: 47% Wurzelanteil) aufweisen, zeigen nitraternährte Pflanzen einen höheren Blattanteil (W1: 19 – 24% und W2: 19 – 25% Blattanteil) der gesamten Trockenmasse wie auch eine höhere spezifische Blattfläche (SBF; W1: $22 - 23 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ und W2: $22-24 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$). Die spezifische Blattfläche wird nur von der N-Form, nicht aber vom Wasserangebot beeinflusst. Ein Angebot von den beiden N-Formen 75:25 und 50:50 wirkt sich positiv auf die Blattflächenentwicklung aus, was vor allem unter normalem Wasserangebot beobachtet werden kann. Unter mildem Wasserstress zeigt eine ausschließlich mit Ammonium ernährte Pflanze eine höhere Blattfläche als eine ausschließlich mit Nitrat ernährte.

Die erste Ernte fand mit dem Erscheinen der ersten grünen Tomaten statt. Deutlich lässt sich erkennen, dass die Frischmasse der noch grünen Frucht hauptsächlich vom Wasserangebot abhängig ist. Bei guter Wasserversorgung kann die doppelte bis dreifache Menge an Tomatenfrischmasse produziert werden. Eine $\text{NO}_3:\text{NH}_4$ Ernährung von 75:25 lässt unter beiden Wasserniveaus die schlechteste Fruchtproduktion pro Pflanze erkennen, was bei normalem Wasserangebot an der geringen Tomatenanzahl pro Pflanze liegt. Eine ausschließliche Ammoniumernährung unter normalem Wasserangebot wirkt sich positiv auf die gesamte Frischmasse der Tomaten aus (112.5 g), allerdings negativ auf den Reifegrad der einzelnen Tomaten. Somit zeigen

die zu der Reifegruppe VI zählenden Früchte nach der Farbskala von I – VII nach LÓPEZ-ANDRÉU ET AL. (1986) eine geringe Frischmasse von 37,6 g.

Tabelle 2-2: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W2 und W1) auf Wachstum und Morphologie zur ersten Ernte (T1, 36 TNBS). Mittelwerte ($n = 4$) \pm SD. Nur signifikante Effekte zwischen den Wasserstufen (Großbuchstaben) und innerhalb dieser zwischen den N-Formen (Kleinbuchstaben) sind angegeben.

Parameter	W2 $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$				W1 $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$			
	100:0	75:25	50:50	0:100	100:0	75:25	50:50	0:100
TM ges. (g)	46,9 $\pm 5,2$ b	50,4 $\pm 4,2$ b	54,4 $\pm 4,5$ ab	63,0 $\pm 9,9$ a	32,8 $\pm 3,9$ a	36,8 $\pm 1,9$ a	41,1 $\pm 5,9$ a	41,6 $\pm 2,9$ a
Blattanteil (%)	20,4 $\pm 1,7$ ab	24,9 $\pm 2,6$ a	19,4 $\pm 1,4$ b	15,9 $\pm 2,4$ b	21,5 $\pm 2,4$ ab	22,7 $\pm 2,3$ a	19,0 $\pm 3,0$ ab	17,1 $\pm 1,9$ b
Stängelanteil (%)	25,3 $\pm 2,1$	25,2 $\pm 1,5$	22,7 $\pm 2,1$	19,0 $\pm 1,7$	25,7 $\pm 5,9$	23,0 $\pm 1,4$	21,2 $\pm 2,6$	19,5 $\pm 1,5$
Wurzelanteil (%) n.s.	32,5 $\pm 5,7$ n.s.	33,6 $\pm 7,8$ n.s.	39,2 $\pm 4,7$ n.s.	47,3 $\pm 3,4$ n.s.	41,0 $\pm 11,0$ n.s.	45,0 $\pm 4,5$ n.s.	46,4 $\pm 7,7$ n.s.	53,6 $\pm 4,0$ n.s.
BF (m^2)	0,21 $\pm 0,02$ b	0,28 $\pm 0,02$ a	0,25 $\pm 0,02$ a	0,2 $\pm 0,01$ b	0,15 $\pm 0,02$ b	0,19 $\pm 0,01$ a	0,17 $\pm 0,01$ ab	0,14 $\pm 0,01$ b
SBF ($\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}$)	22,4 $\pm 2,4$ ab	22,4 $\pm 1,2$ ab	23,8 $\pm 1,3$ a	19,8 $\pm 0,6$ b	21,6 $\pm 1,5$ a	23,1 $\pm 1,3$ a	21,6 $\pm 1,7$ a	19,9 $\pm 0,7$ a
Frucht FM (g) pro Pfl.	102,7	82,8	101,6	112,5	38,2	34,0	54,5	40,4
Frucht Anzahl	6	4	5,3	5	2,5	3	3,3	3
Frucht-FM Reifegr. VI (g)	40,7	43,3	45,0	37,6	23,7	24,2	34,1	26,5

Tabelle 2-3 zeigt, dass Wasserstress die Chlorophyllgehalte leicht erhöht und unter beiden Wasserangebotsstufen sich eine ausschließliche Nitraternährung positiv auf die Chlorophyllgehalte auswirkt. Auffallend ist die geringe Summe der Chlorophylle a und b in der 75:25 Variante und das geringe Chlorophyll a/b-Verhältnis unter niedrigem und hohem Wasserangebot.

Tabelle 2-3: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W2 und W1) auf die Chlorophyllgehalte zur ersten Ernte (T1), gemessen an der 8. Blattposition. Mittelwerte ($n = 4$) \pm SD.

	W2 $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$				W1 $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$			
	100:0	75:25	50:50	0:100	100:0	75:25	50:50	0:100
Chl. a/b (g m^{-2})	2,76 $\pm 0,11$	1,03 $\pm 0,02$	3,17 $\pm 0,04$	3,14 $\pm 0,08$	2,81 $\pm 0,13$	1,02 $\pm 0,02$	3,26 $\pm 0,07$	3,19 $\pm 0,07$
Chl. a+b (g m^{-2})	0,36 $\pm 0,04$	0,18 $\pm 0,03$	0,30 $\pm 0,05$	0,31 $\pm 0,04$	0,38 $\pm 0,02$	0,22 $\pm 0,02$	0,31 $\pm 0,02$	0,34 $\pm 0,02$

Während zur Jugendentwicklung ammoniumernährte Pflanzen noch die höchste Trockenmassenentwicklung aufweisen, kann mit Fruchtreife eine deutlich bessere Trockenmassenproduktion der 75:25- und 50:50-Varianten festgestellt werden (Tabelle 2-4 und Abbildung 2-2). Allerdings ist innerhalb der beiden Wasserangebotsstufen kein signifikanter Effekt der N-Form auszumachen. Eine Wachstumsdepression durch ausschließliche Ammoniumernährung ist auch in der zweiten Ernte nicht zu beobachten.

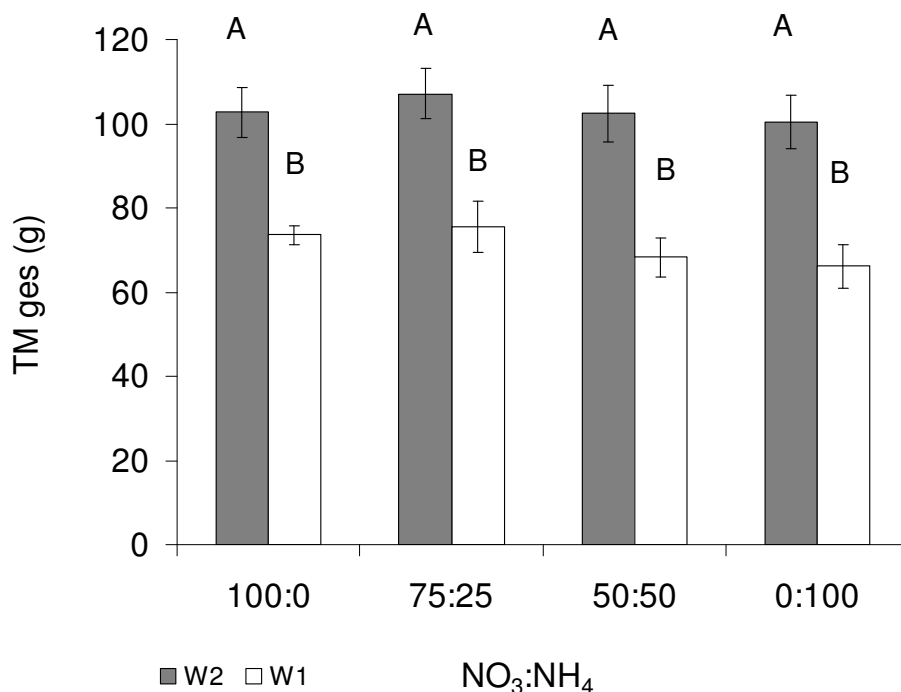


Abbildung 2-2: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W2 und W1) auf die gesamte Trockenmasse (TMges) zur zweiten Ernte (T2). Mittelwerte ($n = 4$) \pm SD.

Bezüglich der spezifischen Blattfläche lässt sich kein Wassereffekt zeigen und nur geringfügig höhere Werte in der 50:50-Variante im Vergleich zu den drei anderen Varianten. Auch die Blattfläche ist nicht signifikant vom Wassergehalt beeinflusst und weist nur unter alleinigem Nitratangebot bei mildem Wasserstress einen geringeren Wert auf.

Im Vergleich der beiden Erntetermine schneidet die Tomatenproduktion unter alleinigem Ammoniumangebot in der Schlussernte schlechter ab, was eher auf eine erhöhte Anzahl von Tomaten mit steigender Nitraternährung, weniger auf eine erhöhte Frischmasse der einzelnen Frucht zurückzuführen ist (Tabelle 2-4).

Tabelle 2-4: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W2 und W1) auf Morphologie und Wachstum zur zweiten Ernte (T2, 82 TNBS). Mittelwerte (n = 4) ± SD. Nur signifikante Effekte zwischen den Wasserstufen (Großbuchstaben) und innerhalb dieser zwischen den N-Formen (Kleinbuchstaben) sind angegeben.

Parameter	W2 NO ₃ ⁻ :NH ₄ ⁺				W1 NO ₃ ⁻ :NH ₄ ⁺			
	100:0	75:25	50:50	0:100	100:0	75:25	50:50	0:100
TM ges. (g)	102,7 ± 5,9 A	107,1 ± 5,9 A	102,5 ± 6,7 A	100,4 ± 6,5 A	73,5 ± 2,3 B	77,7 ± 5,3 B	68,2 ± 4,7 B	66,2 ± 5,2 B
Blattanteil (%)	13,9 ± 0,5	14,7 ± 3,2	13,8 ± 2,2	12,8 ± 2,3	15,6 ± 1,2	14,8 ± 1,4	14,1 ± 1,8	12,1 ± 1,6
Stängelanteil (%)	19,6 ± 2,3	18,1 ± 3,8	18,5 ± 3,1	16,6 ± 2,1	16,1 ± 2,7	14,6 ± 0,8	20,4 ± 5,7	14,3 ± 0,6
Wurzelanteil (%)	20,5 ± 2,2 Ab	25,2 ± 3,4 Bab	30,2 ± 2,0 Aa	33,1 ± 2,5 Aa	28,2 ± 3,7 Ab	35,9 ± 2,6 Aab	32,6 ± 2,9 Aab	38,8 ± 8,0 Aa
BF (m ²)	0,2 ± 0,02 Aa	0,21 ± 0,02 Aa	0,24 ± 0,06 Aa	0,2 ± 0,03 Aa	0,17 ± 0,03 Aab	0,21 ± 0,03 Aa	0,17 ± 0,02 Aab	0,13 ± 0,01 Bb
SBF (m ² kg ⁻¹) n.s.	14,2 ± 1,1	14,0 ± 2,5	16,7 ± 1,1	16,1 ± 0,7	15,2 ± 1,4	16,8 ± 0,9	17,8 ± 1,3	16,3 ± 1,1
Frucht FM (g) pro Pfl.	473,6	451,2	385,0	378,5	296,0	269,6	225,6	229,7
Frucht Anzahl	9	7	7	6	6	5	4	6
Frucht-FM Reifegr. VI (g)	73,2	77,0	64,8	65,8	70,8	67,9	65,0	65,3

Die Priorität der mit Ammonium ernährten Pflanzen in die Wurzeltrockenmasse zu investieren spiegelt sich zu beiden Ernteterminen in dem niedrigen Spross/ Wurzel-Verhältnis wider (Abbildung 2-3). Inwieweit dieses Verhältnis auf die N-Quelle, Nähr-lösungskonzentration oder auch auf den Phytohormonhaushalt (Cytokinine) zurück-geht, soll später erörtert werden.

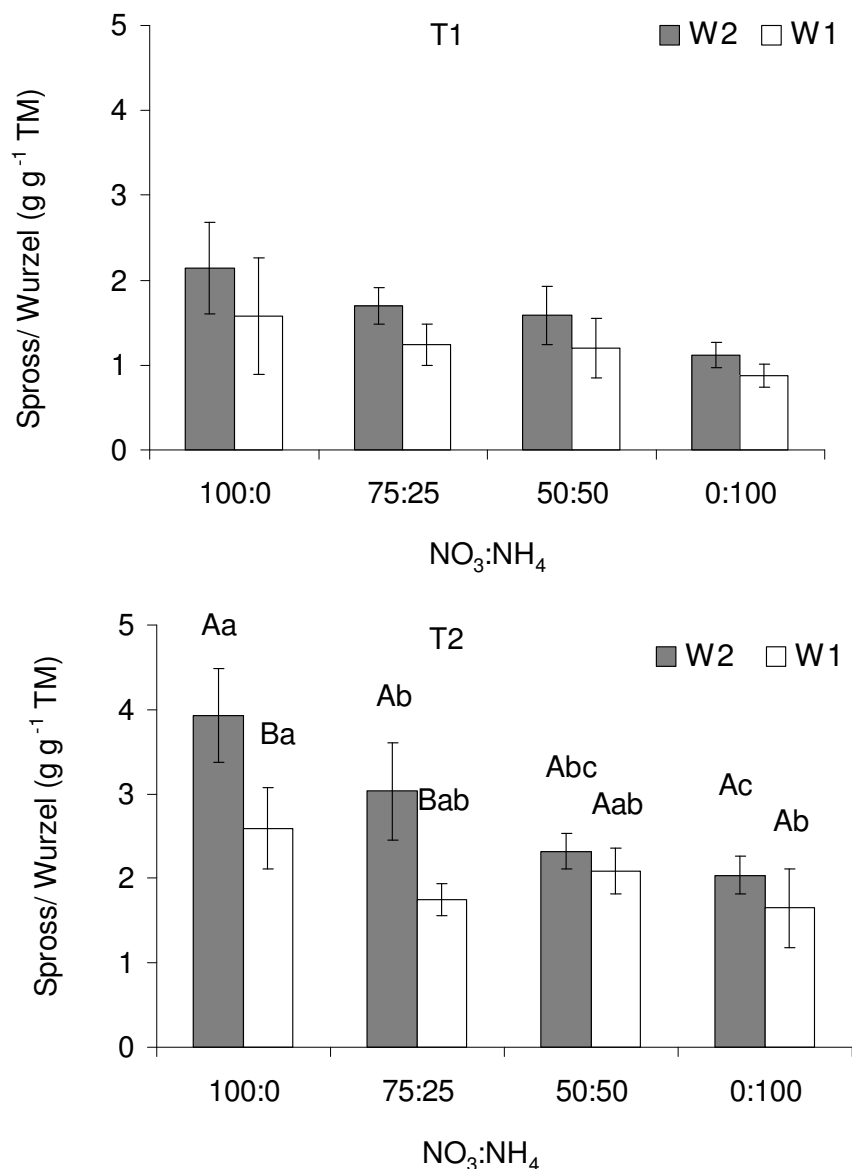


Abbildung 2-3: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W2 und W1) auf das Spross/ Wurzel-Verhältnis zur ersten (T1, oben) und zweiten Ernte (T2, unten) Mittelwert ($n = 4$) \pm SD. Angegeben sind nur die statistisch signifikanten Effekte.

Mit dem Hintergrund, dass auch die Gefäßgröße (Abbildung 2-4) sowie die Wirkung des Nitrifikationshemmers Einfluss auf die morphologischen und den Wasserhaushalt

betreffenden Parameter haben (Tabelle 2-5), wurden zwei Zusatzversuche durchgeführt.

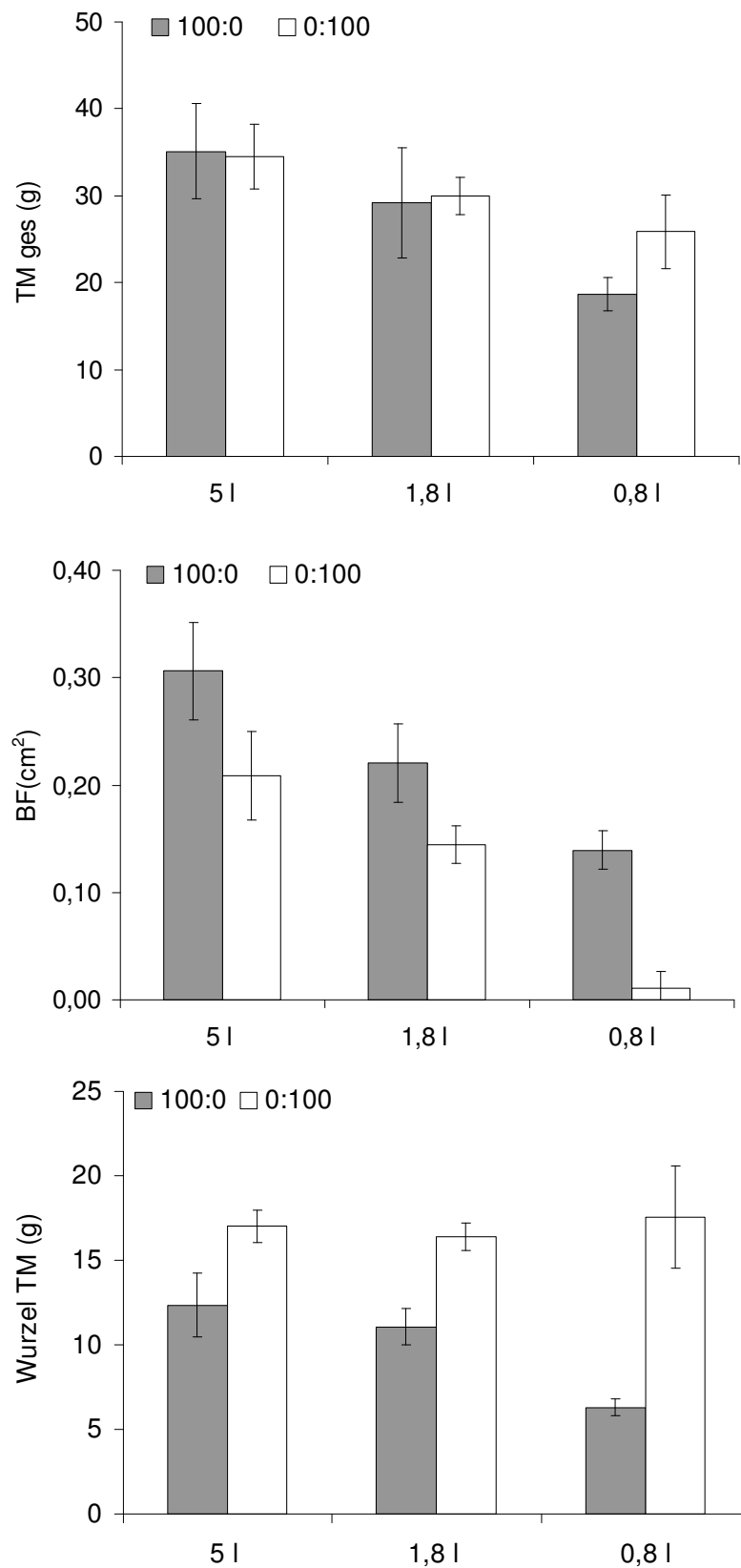


Abbildung 2-4: Einfluss der N-Form und der Gefäßgröße (5 l, 1,8 l und 0,8 l) auf die Trockenmassenproduktion (oben), die Blattflächenentwicklung (mitte) und die Wurzeltrockenmasse (unten). Mittelwerte ($n = 4$) \pm SD.

In einem ersten Zusatzversuch (Kapitel 2.2.10) wird der Einfluss der Gefäßgröße in Abhängigkeit von der N-Form auf die morphologischen Parameter Pflanzen-, Wurzel-trockenmasse und Blattfläche getestet. Dabei lässt sich vor allem ein Unterschied in der Pflanzentrockenmasse und der Blattfläche zwischen den Gefäßvolumina 1,8 l und 0,8 l finden. Die Wurzeltrockenmasse bleibt von der Gefäßgröße bei einer Ammoniumernährung unbeeinflusst, sinkt aber bei einer Nitraternährung. (Abbildung 2-4).

In einem zweiten Zusatzversuch wird die Wirkung des Nitrifikationshemmers DMPP untersucht (Kapitel 2.2.11). Es ist festzustellen, dass tatsächlich eine Nitrifikation stattfindet, also kein NO_3^- -N im Perkolat nachgewiesen werden kann (Tabelle 2-5).

Tabelle 2-5: Wirkung des Nitrifikationshemmers DMPP in den drei Behandlungen (NO_3^- , NH_4^+Cl^- und $\text{NH}_4^+\text{SO}_4^{2-}$), ermittelt an den verbleibenden NO_3^- -N Gehalten im Perkolat zu fünf Probeterminen. Mittelwerte ($n = 3$).

Probetermine	NO_3^- N im Perkolat (mg l^{-1})				
	NO_3^- + Zucker + DMPP	NH_4^+Cl^- + Zucker + DMPP	$\text{NH}_4^+\text{SO}_4^{2-}$ + Zucker + DMPP	NH_4^+Cl^- + Zucker	$\text{NH}_4^+\text{SO}_4^{2-}$ + Zucker
18. Juli	28,52	0,02	0,02	0,03	0,03
23. Juli	56,86	0,09	0,05	0,08	0,18
01. August	87,83	0,16	0,18	15,03	32,13
07. August	88,97	0,07	0,05	77,38	87,20
14. August	96,71	0,08	0,19	100,52	147,91

2.3.2 Effekt von N-Form und Wasserangebot auf die Nährstoffaufnahme

Je nach Verhältnis von Nährionen- und Wasseraufnahme sind Veränderungen der Salzkonzentrationen im Substrat, und damit in der elektrischen Leitfähigkeit zu erwarten. Das Verhältnis aufgenommener Kationen zu Anionen beeinflusst zudem den pH-Wert des Substrates. Die elektrische Leitfähigkeit und der pH der Nährlösung werden daher regelmäßig kontrolliert (Tabelle 2-6). Die erhöhte elektrische Leitfähigkeit bei zunehmendem Ammoniumangebot ist das Ergebnis eines höheren Salzgehaltes ammoniumhaltiger Nährlösung, da ein Ersatz von Nitrat durch Ammonium bei konstantem Angebot der mineralischen Kationen eine erhöhte Salzfracht erfordert. Innerhalb der Vegetationszeit kann eine Zunahme der elektrischen Leitfähigkeit in allen N-Formen beobachtet werden (bei 100:0 eine 0,5-fache Steigerung, bei 0:100 eine 2,5-fache).

Der pH sinkt in allen Behandlungen. Vergleicht man die pH-Werte im Perkolat mit denen der Nährlösung an sich, ist ein Ansteigen des pH-Wertes zu erkennen. Trotz erhöhter EC-Werte nehmen die Pflanzen den Stickstoff weitestgehend auf, was an den im Perkolat vorliegenden NO_3^- - und NH_4^+ -Gehalten zu sehen ist (Tabelle 2-6). Weiter ist zu registrieren, dass der pH-Wert im Perkolat zu allen drei Terminen in allen Behandlungen nahezu gleich war, was sich auf einen Erfolg der gestaffelten Kalkung (Kapitel 2.2.1) zurückführen lässt.

Verglichen mit der Ausgangskonzentration wird zu allen Probeterminen nur ca. 1% des Nitrats in den Nitrat enthaltenden Behandlungen im Perkolat wieder gefunden. Die gemessene geringe Konzentration an Nitrat in der 0:100 Variante ist noch auf die Anreicherung von Nitrat in der Vorkultur und nicht unbedingt auf eine Nitrifikation zurückzuführen.

In den Ammonium enthaltenden Behandlungen wurden ca. 6% des Ammoniums im Perkolat gemessen. Der etwas geringe Wert zur ersten Probenahme in der 0:100 Variante liegt ebenfalls in der Vorkultur begründet. Allgemein lässt sich eine höhere Nitrat- als Ammonium-Aufnahme vermuten. Dies wird eingehender in Kapitel 5 behandelt.

Tabelle 2-6: Einfluss der N-Form auf die elektrische Leitfähigkeit (EC), den pH-Wert und die NO_3^- - bzw. NH_4^+ -Menge im Perkolat unter normalem Wasserangebot (W2) zu vier Probezeitpunkten. Mittelwerte ($n = 4$). Ebenfalls angegeben sind die gemessenen Ausgangswerte in der Nährlösung.

	Datum	W2 $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$			
		100:0	75:25	50:50	0:100
EC NL (mS cm^{-1})		1,5	1,7	2,0	2,4
EC Perkolat (mS cm^{-1})	23.02.00	1,1	1,2	1,0	1,7
	15.03.00	1,5	1,8	1,8	3,1
	06.04.00	1,7	1,9	2,5	4,2
	11.05.00	1,6	2,0	2,8	4,2
pH NL		5,1 – 5,5	5,0 – 5,3	5,0 – 5,5	4,8 – 5,4
pH Perkolat	23.02.00	7,7	7,9	8,1	8,0
	15.03.00	6,5	6,6	7,6	6,5
	06.04.00	7,2	6,8	7,1	6,9
	11.05.00	6,9	6,6	6,9	6,7
NO_3^- -NL (mmol l^{-1})		140	105	70	0
NO_3^- Perkolat (mmol l^{-1})	23.02.00	0,32	0,27	0,16	0,17
	15.03.00	0,51	0,28	0,25	0,01
	06.04.00	0,24	0,19	0,13	0,03
	11.05.00	0,42	0,32	0,22	0,01
NH_4^+ -NL (mmol l^{-1})		0	35	70	140
NH_4^+ Perkolat (mmol l^{-1})	23.02.00	0,04	0,50	0,40	3,90
	15.03.00	0,03	2,01	4,03	8,30
	06.04.00	0,02	2,11	2,77	7,99
	11.05.00	0,00	2,15	3,98	7,66

Bei Betrachtung der Stickstoffgehalte im Blattgewebe zur vegetativen Phase (Probenahme T1) fallen keine Effekte der N-Ernährung und des Wasserangebotes auf. Ein hoher Anteil an Nitrat in der Nährlösung wirkt sich unabhängig vom Wasserangebot positiv auf die Kaliumgehalte aus (Tabelle 2-7).

Tabelle 2-7: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W1 und W2) auf die Gehalte an Gesamtstickstoff (Nges) und Kalium (K) im Blattgewebe, gemessen an den Blättern der Blattposition 8/ 9 zur ersten Ernte (T1). Mittelwerte (n = 4) \pm SD.

Parameter	W2 $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$				W1 $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$			
	100:0	75:25	50:50	0:100	100:0	75:25	50:50	0:100
Nges (%)	3,12 $\pm 0,24$	3,02 $\pm 0,17$	3,12 $\pm 0,18$	3,05 $\pm 0,19$	3,28 $\pm 0,18$	3,13 $\pm 0,13$	2,81 $\pm 0,13$	2,95 $\pm 0,26$
K (%)	0,22 $\pm 0,02$	0,20 $\pm 0,04$	0,24 $\pm 0,02$	0,19 $\pm 0,02$	0,2 $\pm 0,03$	0,2 $\pm 0,04$	0,21 $\pm 0,01$	0,19 $\pm 0,01$

An derselben Blattposition wurden ebenfalls die NO_3^- -N-Werte zur ersten und zweiten Ernte ermittelt. Hierbei kann das junge Blatt der Blattposition 8 in der ersten mit dem der Blattposition 14 in der zweiten Ernte verglichen werden, während die Blattposition 8 zu diesem Zeitpunkt bereits sehr seneszent war.

Wie man in Abbildung 2-5 sieht, sinkt der Nitratgehalt in den vergleichbaren Blättern. Es zeigen sich zum ersten Erntetermin deutliche Effekte der N-Form und des Wasserangebotes, so dass mit steigendem Ammoniumangebot ein Rückgang der Nitratgehalte zu verzeichnen ist. Die höhere Wasservariante weist auch stets höhere Nitratwerte auf. Zum zweiten Erntetermin sind die Unterschiede in der N-Form in den jungen Blättern geringer (BP 14), in den alten ebenso hoch wie zum ersten Erntetermin (BP 8). Ein milder Wasserstress führt in den Mischvarianten zu erhöhten Nitratgehalten.

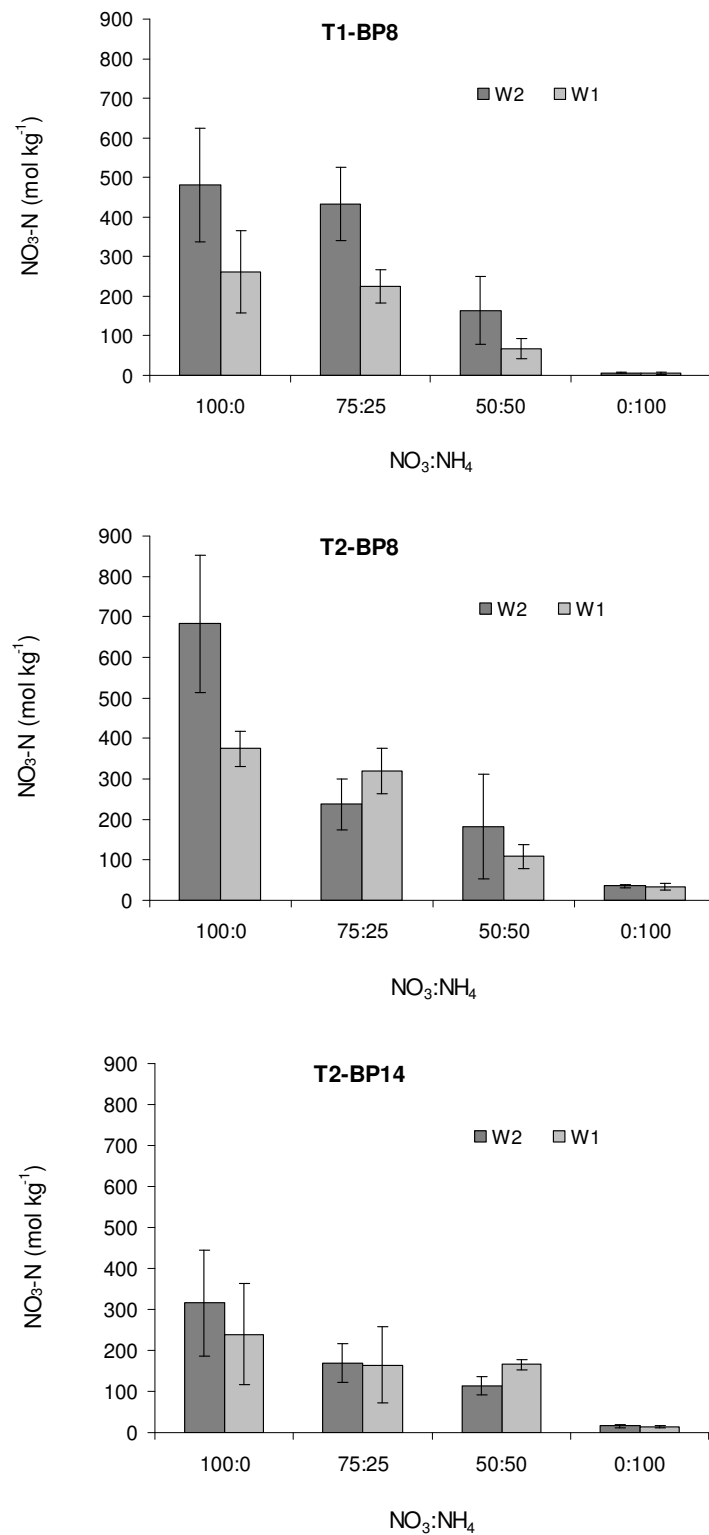


Abbildung 2-5: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W1 und W2) auf die Nitratgehalte im Blatt zur ersten (T1, oben), verglichen mit demselben Blatt zur zweiten Ernte (T2, mitte) und einem zu T2 phänotypisch gleichaltrigen Blatt (T2, unten). Mittelwerte ($n = 4$) \pm SD.

2.3.3 Effekt von N-Form und Wasserangebot auf den Wasserhaushalt

In diesem Kapitel soll auf Parameter wie kumulativer Wasserverbrauch über die Vegetationsperiode, Transpirationsrate pro Tag und Blattfläche, Wasseraufnahmerate pro g Trockenmasse Wurzel und Tag, Wassernutzungseffizienz und Wassergehalt der einzelnen Pflanzenorgane eingegangen werden, die eng mit den oben erwähnten morphologischen Parametern verknüpft sind.

So liegen die Unterschiede in den Transpirationsraten (Abbildung 2-6) entweder im kumulativen Wasserverbrauch oder morphologisch in den Blattflächen begründet: Unter normalem Wasserangebot resultieren die hohen Blattflächen der Mischvarianten 75:25 und 50:50 zu beiden Ernteterminen in einer geringeren Transpirationsrate. Zum ersten Erntetermin (Abbildung 2-4) zeigen alle Nitrat enthaltenden Varianten eine abnehmende Transpirationsrate mit steigendem Ammoniumangebot.

Bei alleiniger Nitraternährung ist die Transpirationsrate sowohl zur ersten als auch zur zweiten Ernte am höchsten, was bei der zweiten Ernte auf den hohen kumulativen Wasserverbrauch von 9,4 l gegenüber ca. 8,5 l bei den beiden Mischvarianten und 8,0 l bei der 0:100-Variante zurückzuführen ist.

Eine Zunahme an Ammonium in der Nährlösung bewirkt gravimetrisch gemessen steigende Transpirationsraten, was durch ein geringes Wasserangebot bei gleichzeitig geringen Blattflächen noch verstärkt wird (Tabelle 2-4). Zum zweiten Erntetermin sind die höheren Transpirationsraten bei mildem Wasserstress in der 50:50- und 0:100-Variante auffallend (Abbildung 2-6).

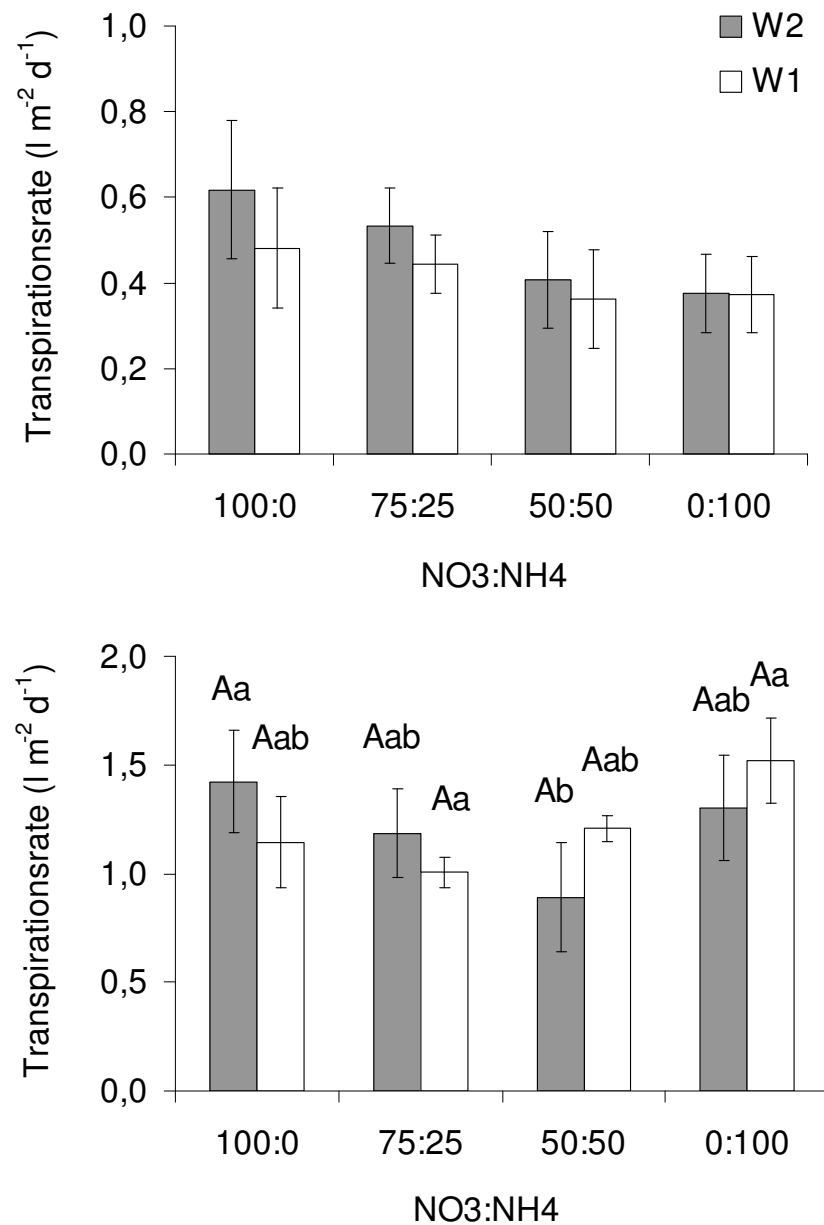


Abbildung 2-6: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W1 und W2) auf die Transpirationsrate zur ersten (T1, oben) und zweiten Ernte (T2, unten) basierend auf den Messungen der letzten 3 (T1) bzw. 4 Tage (T2). Mittelwerte ($n = 4$) \pm SD.

Um den Wasserhaushalt pflanzenökologisch bewerten zu können, bedarf es noch Daten über den Wassergewinn ($\text{Wasserbilanz} = \text{Wassergewinn} - \text{Wasserverlust}$; VON WILLERT ET AL., 1995). Da in diesem Versuch der Wassergewinn mit der zugeführten Wassermenge, die über Wägung bestimmt wurde, gleichzusetzen ist, kann ein "Gewinn" mit der "Aufnahme" beschrieben werden. Die Wasseraufnahmerate wiederum ist eine Funktion der Trockenmassenverteilung auf die Wurzel und den Spross pro Tag. Nahe liegend wäre es, die Wasseraufnahme auf die Wurzellänge oder -dichte zu beziehen. Da wir diese Daten nicht erfasst haben und das morphologische Wurzelwachstum durch die Behandlungen nicht beeinflusst wurde, soll hier auf die Wurzeltrockenmasse als einheitliche Größe zurückgegriffen werden.

Aus einem steigenden Wurzelanteil und sinkendem Sprossanteil (Tabelle 2-2; Tabelle 2-4) resultiert mit zunehmender Ammoniumernährung eine sinkende Wasseraufnahmerate (Abbildung 2-7).

Eine Abhängigkeit der Wasseraufnahmerate sowohl von der N-Form als auch von dem Wasserangebot lässt sich erkennen. Hierbei führt Wasserstress zu einer niedrigeren Wasseraufnahme in der ersten Ernte.

Zur zweiten Ernte sind die gleichen Effekte der N-Form und des Wasserangebotes auf die Wasseraufnahmerate zu beobachten, bis auf die 50:50 Variante (Abbildung 2-7). Ein zunehmendes Ammoniumangebot bei mildem Wasserstress führt auch hier zu einer Abnahme in der Wasseraufnahmerate in den anderen Behandlungen, während die 50:50 Variante eine erhöhte Rate unter diesem Wasserangebot aufweist. Der Grund hierfür ist der nahezu gleiche Wasserverbrauch der Pflanzen unabhängig vom Wasserangebot in dieser Variante in den letzten 4 Tagen, was bei einer gleichzeitig niedrigeren Wurzeltrockenmasse der mit mildem Wasserstress versehenen Pflanzen (Tabelle 2-4) zu einer erhöhten Wasseraufnahmerate bezogen auf die Wurzeltrockenmasse führt.

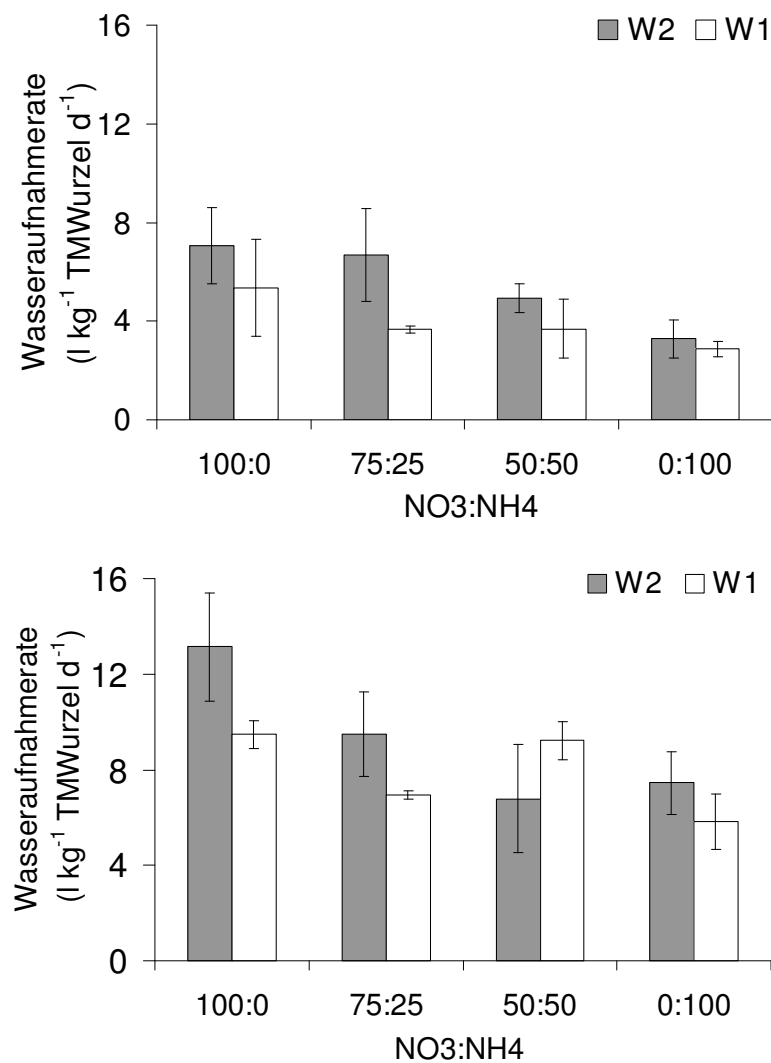


Abbildung 2-7: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W1 und W2) auf die Wasseraufnahmerate (WA) zur ersten (T1, oben) und zur zweiten Ernte (T2, unten), ermittelt über den kumulativen Wasserverbrauch der letzten 3 (T1) bzw. 4 Tage (T2) pro kg Wurzeltrockenmasse und Tag. Mittelwerte ($n = 4$) \pm SD.

Der kumulative Wasserverbrauch ist über die Vegetationsperiode berechnet und damit nur eine Basisgröße für die Wassernutzungseffizienz. Inwieweit N-Form und angebotene Wassermenge die effiziente Nutzung des zur Verfügung stehenden Wassers zur Biomassenbildung beeinflussen, soll im folgenden Abschnitt untersucht werden.

Eine effizientere Wassernutzung mit Ammoniumernährung kann sowohl unter normalem Wasserangebot als auch unter Wasserstress zur ersten Ernte beobachtet werden (Tabelle 2-8). Der hohe Wurzelanteil bei ausschließlichem Ammoniumangebot erklärt die Verdopplung der Wassernutzungseffizienz basierend auf der Trockenmasse der gesamten Pflanze (WUE_t) gegenüber der Wassernutzungseffizienz basierend auf der Trockenmasse des Sprosses (WUE_s) und den Anstieg der WUE_t mit steigendem Ammoniumangebot. Ein signifikanter Wassereffekt zur ersten Ernte lässt sich nicht zeigen (Tabelle 2-8).

Zur zweiten Ernte sind auch die N-Effekte weder in WUE_t noch in WUE_s signifikant. Auffallend ist, dass die WUE_t von der ersten zur zweiten Ernte unabhängig von N-Form und Wasserangebot zu-, die WUE_s dagegen abnimmt.

Tabelle 2-8: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W1 und W2) auf die Wassernutzungseffizienz bezogen auf die gesamte Biomasse (WUEt) bzw. nur auf den Spross (WUEsp) und der Einfluss auf den kumulativen Wasserverbrauch (WVkum) zur ersten (T1) und zur zweiten Ernte (T2). Mittelwerte ($n = 4$) \pm SD.

Parameter	W2 NO ₃ ⁻ :NH ₄ ⁺				W1 NO ₃ ⁻ :NH ₄ ⁺			
	100:0	75:25	50:50	0:100	100:0	75:25	50:50	0:100
WUEt (g l ⁻¹)-T1	7,76 \pm 0,8 Ab	8,08 \pm 0,6 Ab	9,06 \pm 0,8 Aab	11,49 \pm 2,4 Aa	8,58 \pm 1,0 Aa	10,59 \pm 1,6 Aa	10,67 \pm 1,6 Aa	11,29 \pm 0,5 Aa
WUEsp (g l ⁻¹)-T1	5,23 \pm 0,6 n.s.	5,38 \pm 0,8 n.s.	5,52 \pm 0,8 n.s.	6,01 \pm 0,9 n.s.	4,99 \pm 0,5 n.s.	5,88 \pm 1,4 n.s.	5,65 \pm 0,6 n.s.	5,23 \pm 0,3 n.s.
WUEt (g l ⁻¹)-T2	10,76 \pm 0,6 n.s.	12,05 \pm 0,8 n.s.	12,43 \pm 1,0 n.s.	12,67 \pm 1,0 n.s.	12,06 \pm 0,5 n.s.	13,72 \pm 0,9 n.s.	11,99 \pm 0,9 n.s.	13,55 \pm 1,2 n.s.
WUEsp (g l ⁻¹)-T2	3,60 \pm 0,2 n.s.	3,91 \pm 0,6 n.s.	3,99 \pm 0,5 n.s.	3,71 \pm 0,5 n.s.	3,81 \pm 0,3 n.s.	4,44 \pm 0,9 n.s.	4,11 \pm 0,7 n.s.	3,57 \pm 0,2 n.s.
WVkum T1 (l)	6,04 \pm 0,14	6,24 \pm 0,19	6,00 \pm 0,11	5,52 \pm 0,35	3,82 \pm 0,09	3,56 \pm 0,54	3,86 \pm 0,05	3,68 \pm 0,08
WVkum T2 (l)	9,54 \pm 0,08 Aa	8,89 \pm 0,16 Ab	8,26 \pm 0,29 Ac	7,93 \pm 0,24 Ac	6,10 \pm 0,06 Ba	5,29 \pm 0,76 Bbc	5,69 \pm 0,12 Bab	4,89 \pm 0,13 Bc

Ein Effekt der N-Form auf Wasseraufnahme-, Transpirationsrate und Wassernutzungseffizienz kann beobachtet werden. Auch wenn sich der aktuelle Wassergehalt nur auf den bestimmten Mess-Zeitpunkt bezieht, so ist doch im Rahmen der bereits erhobenen Daten eine bessere Einschätzung des Wasserhaushaltes zu gewinnen (VON WILLERT ET AL., 1995).

Zu beiden Ernteterminen ist der Wassergehalt des Stängels höher als der der Blätter (Abbildung 2-8). Im Allgemeinen sind zur ersten Ernte höhere Wassergehalte in den einzelnen Pflanzenteilen zu beobachten als zur zweiten. Im Stängel sind in den beiden Mischvarianten, im Blatt nur in der 50:50-Variante die höchsten Wassergehalte zu finden. Es lassen sich keine signifikanten Wassereffekte erkennen. Ebenfalls ist in der Schlussernte kein signifikanter Unterschied in den N-Behandlungen zu sehen.

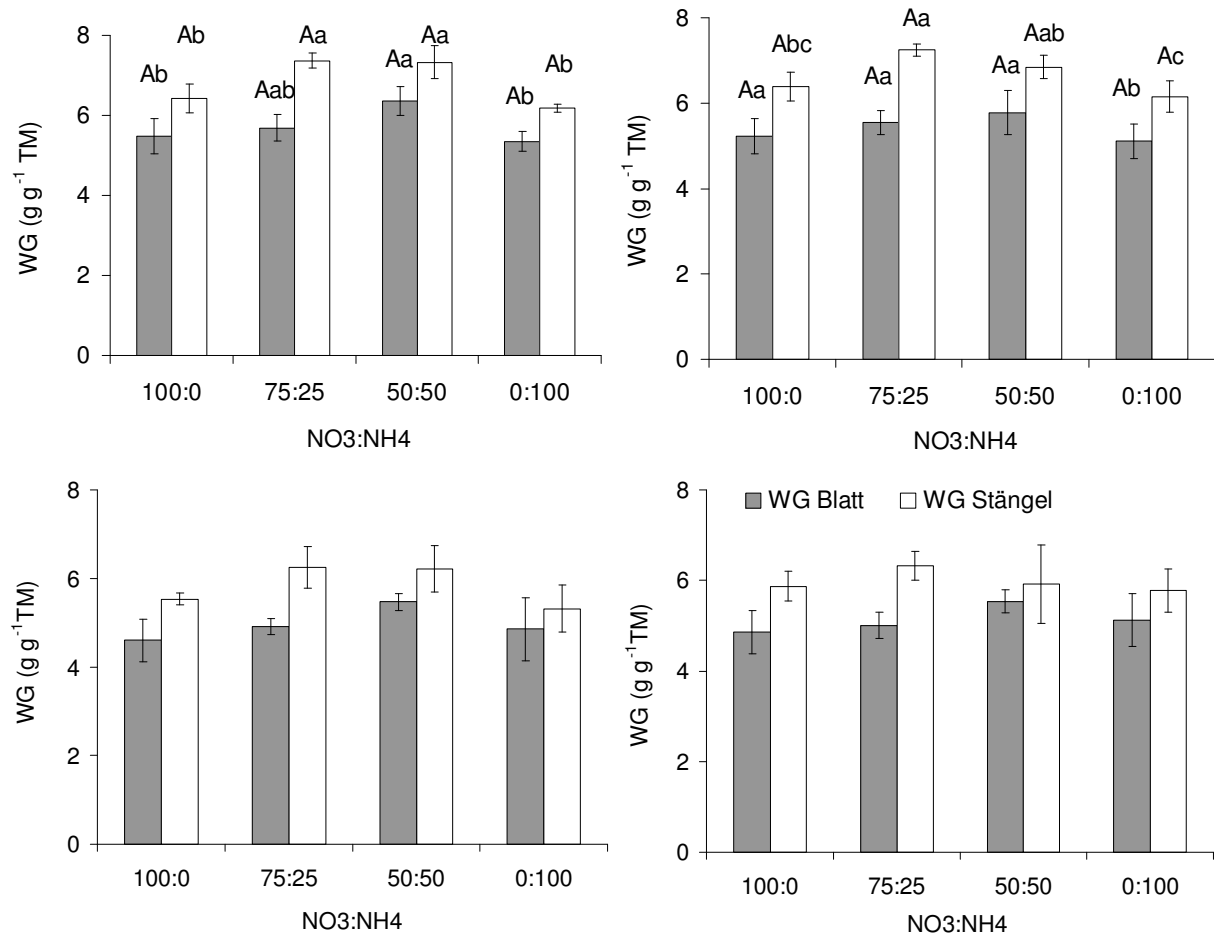


Abbildung 2-8: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W2, links und W1, rechts) auf die Wassergehalte des Blattes (WG Blatt) und des Stängels (WG Stängel) zur ersten (T1, oben) und zur zweiten Ernte (T2, unten). Mittelwerte ($n = 4$) \pm SD. Nur signifikante Effekte sind angegeben.

Der Verlauf der Osmolytgehalte in den Blättern zur zweiten Ernte spiegelt auch die Wassergehalte wider (Abbildung 2-9). Zu erkennen ist, dass mit zunehmendem Ammoniumangebot sowohl der Wassergehalt in den Blättern als auch der Osmolytgehalt steigt, wobei der Wasser- und Osmolytgehalt der ausschließlich mit Ammonium ernährten Pflanzen zwischen denen der beiden Mischvarianten liegt. Neben den festgestellten Einflüssen der N-Form wirkt sich ein erhöhtes Wasserangebot negativ auf den Osmolytgehalt aus, während der Wassergehalt des Blattes nahezu unbeeinflusst bleibt.

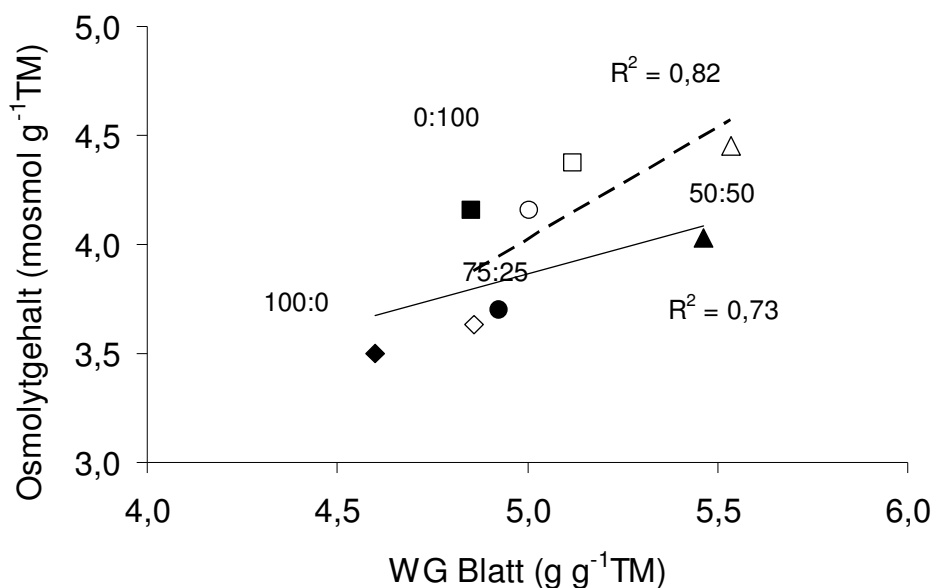


Abbildung 2-9: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W1 und W2) auf das Verhältnis zwischen Wasser- und Osmolytgehalt der Blätter der Blattposition 8 zur zweiten Ernte (T2). Mittelwerte ($n = 4$). Die geschlossenen Symbole mit Angabe der Behandlungen stehen für das hohe Wasserangebot (W2), die offenen für das niedrige (W1).

2.3.4 Effekt von N-Form und Wasserangebot auf die Fruchtbildung und die Qualität der reifen Früchte

Im Folgenden sind die Daten zur Fruchtbildung und zu Qualitätsmerkmalen wie den Gehalten an Zucker, Anionen und Karotinoiden für den zweiten Erntetermin (T2) dargestellt. Tomaten der Reifegruppe VI (LÓPEZ-ANDRÉU ET AL., 1986) wurden getrennt zu der Gesamtheit der Tomatenfrüchte einer Pflanze betrachtet, da ein deutlicher Effekt der N-Form auf den Reifegrad und damit auch auf den Wassergehalt der Tomaten zu erkennen war (Tabelle 2-9). Eine Zugabe von Nitrat über 50% begünstigt die Fruchtbildung und die Abreife, so dass sowohl eine höhere Frischmasse aller Tomaten als auch die zu der Reifegruppe VI zählenden erzielt werden konnte. Wenn das Maß des Reifegrades das Verhältnis der Frischmasse der reifen Früchte zu der gesamten Frischmasse in der entsprechenden Behandlung bestimmt, weist zu beiden Ernteterminen eine alleinige Nitraternährung den geringsten und eine Zugabe von 50% Ammonium den höchsten Reifegrad auf.

Tabelle 2-9: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W1 und W2) auf den Wassergehalt (WGtom), die Frischmasse der roten Tomaten (FM-VI) und die aller Tomaten (FMtom) einer Pflanze. Mittelwerte (n = 4).

Parameter	W2 $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$				W1 $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$			
	100:0	75:25	50:50	0:100	100:0	75:25	50:50	0:100
WGtom (%)	92,1	92,3	91,0	90,8	91,7	91,6	90,2	91,1
FM-VI (g)	293	289	329	266	188	194	195	175
FMtom-ges (g)	474	451	387	378	296	250	226	230
FM-VI/ FM ges (g g^{-1})	0,62	0,64	0,85	0,70	0,64	0,78	0,86	0,76

Mit dem Reifegrad steigt auch der Gehalt an Zuckern, von denen in diesem Versuch Glukose und Fruktose in der roten Tomatenfrucht vor Abreife (Tabelle 2-10) bestimmt wurden. Unabhängig von N-Form und Wasserangebot sind höhere Fruktose- als Glukosegehalte zu beobachten. Eine ausschließliche Ammoniumernährung beeinflusst die Zuckergehalte negativ. Unter allen Varianten mit Nitratanteilen sind die niedrigen Zuckergehalte der 50:50 Variante unter normalem Wasserangebot und der 75:25 bei mildem Wasserstress auffallend.

Tabelle 2-10: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W1 und W2) auf den Glukose- und Fruktosegehalt der Frucht. Mittelwerte (n = 4) \pm SD.

Parameter	W2 $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$				W1 $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$			
	100:0	75:25	50:50	0:100	100:0	75:25	50:50	0:100
Glukose (g kg^{-1} FM)	20,43 $\pm 0,12$	20,17 $\pm 0,02$	18,91 $\pm 2,65$	15,54 $\pm 4,06$	21,62 $\pm 0,26$	18,71 $\pm 0,82$	22,71 $\pm 4,78$	18,04 $\pm 0,97$
Fruktose (g kg^{-1} FM)	21,36 $\pm 0,14$	21,89 $\pm 0,32$	21,46 $\pm 2,73$	17,23 $\pm 4,61$	22,39 $\pm 0,26$	20,36 $\pm 0,01$	24,39 $\pm 4,78$	19,92 $\pm 0,63$

Eine alleinige Ammoniumernährung weist die niedrigsten Zuckergehalte in der Frucht und gleichzeitig auch die niedrigsten Wassergehalte auf (Tabelle 2-10).

Deutlicher als bei den löslichen Kohlenhydraten lassen sich bei den Anionengehalten Effekte der Behandlung erkennen (Abbildung 2-10).

Die Chloridgehalte sinken mit zunehmender Nitraternährung, die Oxalatgehalte dagegen steigen. Steigende Chloridgehalte mit zunehmender Ammoniumernährung sind auf die Zusammensetzung der Nährlösung zurückzuführen, deren Anionensumme von Nitrat und Chlorid in jeder Behandlung 10 mM ergibt (Tabelle 2-1). Unabhängig von der N-Form sind die Nitratgehalte sehr gering ($0,12 - 0,30 \mu\text{mol g}^{-1} \text{ TM}$). Unter niedrigem Wasserangebot lassen sich dieselben N-Effekte und nur in der 100:0-Variante etwas höhere Anionengehalte als unter hohem Wasserangebot erkennen.

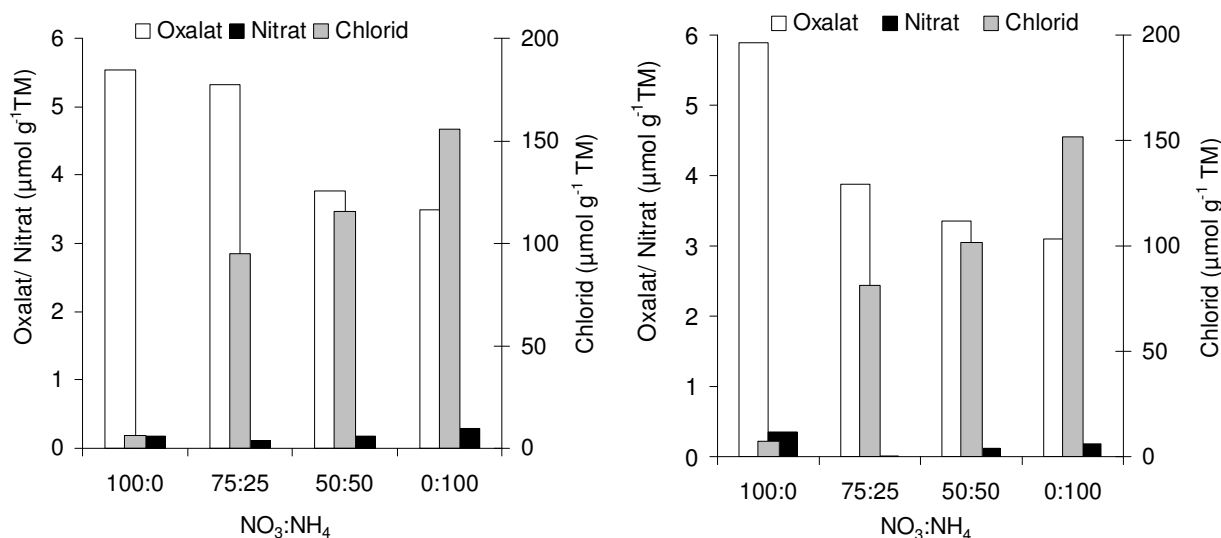


Abbildung 2-10: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W2, links und W1, rechts) auf die Chlorid-, Oxalat- und Nitratgehalte der Früchte, Reifestadium VI. Mittelwerte ($n = 4$).

Werden als weiteres Qualitätsmerkmal der Tomatenfrucht die beiden in unserem Versuch gemessenen Säuren Citrat und Oxalat betrachtet, so können bei mildem Wasserstress niedrigere Gehalte gefunden werden. Die Citratgehalte sind in den beiden Mischvarianten 75:25 und 50:50 am höchsten, die Oxalatgehalte in der NO₃⁻-Behandlung (Tabelle 2-11).

Tabelle 2-11: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W1 und W2) auf die Oxalat- und Citratgehalte der Frucht, gemessen an roten Tomaten der Reifegruppe VI zur zweiten Ernte (T2). Mittelwerte (n = 4).

Parameter	W2 $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$				W1 $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$			
	100:0	75:25	50:50	0:100	100:0	75:25	50:50	0:100
Oxalat ($\mu\text{mol g}^{-1}\text{TM}$)	5,54	5,32	3,84	3,31	5,89	3,88	3,35	3,10
Citrat ($\mu\text{mol g}^{-1}\text{TM}$)	37,9	55,7	57,4	44,2	42,3	45,0	56,8	42,3

Ähnlich verhält sich auch die Phosphat- gegenüber der Chloridkonzentration (Abbildung 2-11). Ein signifikanter Effekt der N-Form und des Wasserangebotes lässt sich auch für die Phosphatgehalte zeigen. Ein ausreichendes Wasserangebot resultiert in jeder Behandlungsstufe in einer höheren Phosphatkonzentration. Interaktionen zwischen N-Form und Wasserangebot sind nicht nachweisbar.

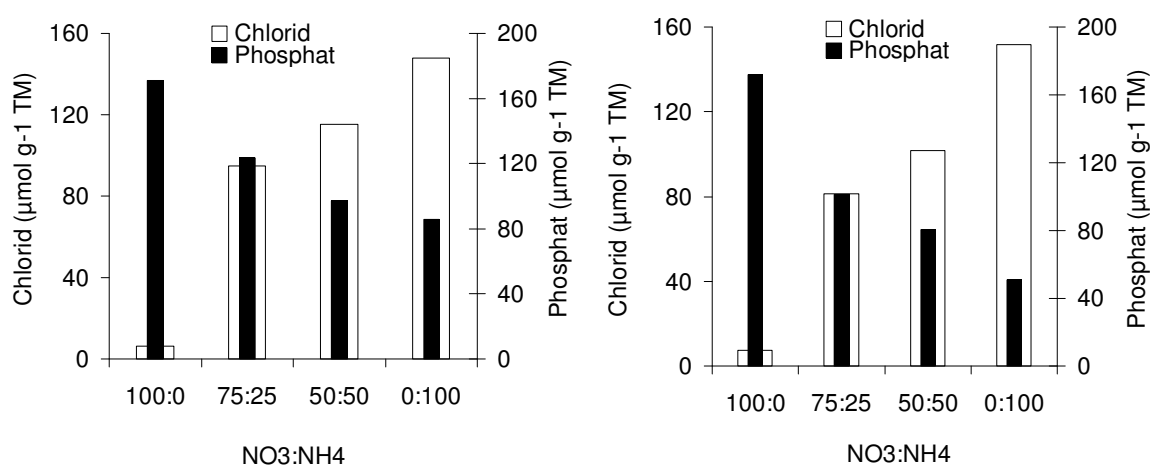


Abbildung 2-11: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W2, links und W1, rechts) auf die Chlorid- und Phosphatgehalte der Früchte, Reifestadium VI. Mittelwerte (n = 4).

Zu den Qualitätsmerkmalen zählen nicht nur die den Geschmack beeinflussenden Zucker und Anionen, sondern auch die äußere Qualität wie die Farbe und die den gesundheitlichen Wert der Tomatenfrucht bestimmenden Karotinoide (AUERSWALD ET AL., 1996). Diese dienen als Antioxidantien der Bindung freier schädlicher Radikale. Zu den wichtigsten Karotinoiden in der Tomate zählen das Lycopin und β -Karotin (Tabelle 2-12).

Tabelle 2-12: Einfluss der N-Form und des Wasserangebotes (W1 und W2) auf die Gehalte an Lykopen und β -Karotin im Bezug auf die Frischmasse in der Frucht. Mittelwerte ($n = 2-4$) \pm SD.

Parameter	W2 $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$				W1 $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$			
	100:0	75:25	50:50	0:100	100:0	75:25	50:50	0:100
Lykopen (mg 100g ⁻¹ FM)	4,3 $\pm 0,3$	3,8 $\pm 0,8$	2,8 $\pm 0,5$	3,0 $\pm 0,7$	2,8 $\pm 0,2$	1,7 $\pm 0,2$	1,8 $\pm 0,9$	4,9 $\pm 0,9$
β -Karotin (mg 100g ⁻¹ FM)	2,5 $\pm 0,3$	6,4 $\pm 1,0$	2,6 $\pm 0,1$	2,5 $\pm 0,4$	2,7 $\pm 0,5$	1,7 $\pm 0,4$	1,9 $\pm 0,6$	6,5 $\pm 1,4$

Während bei normalem Wasserangebot die 75:25-Variante einen hohen Gehalt an β -Karotin und einen geringen an Lykopen aufweist, zeigt sich das gleiche Ergebnis bei mildem Wasserstress für die 0:100-Variante. Im Gegensatz zu den Anionen können aufgrund der großen Heterogenitäten im Datensatz keine aussagekräftigen Ergebnisse für die Lykopen- und β -Karotin-Gehalte gezeigt werden. In beiden Fällen ist die Standardabweichung sehr hoch, so dass entweder von Messfehlern oder Probenverunreinigungen ausgegangen werden muss.

2.4 Diskussion

N-Form und Wasserangebot beeinflussen das Wachstum von Tomatenpflanzen und die Inhaltsstoffe der Tomatenfrucht in Interaktion mit Umweltfaktoren, Nährstoffangebot, Reifegrad und weiteren Parametern. Im Folgenden soll näher auf die unterschiedlichen Auswirkungen der N-Form auf das Wachstum und die Biomassenverteilung an sich eingegangen werden. Da ein gutes vegetatives Wachstum die Grundvoraussetzung für guten Ertrag darstellt, soll im zweiten Punkt das Ernteprodukt Tomate betrachtet werden. Bei den Produkten des Verzehrs sind vor allem Qualität und Inhaltsstoffe wichtig, die direkt oder indirekt durch N-Form und Wasserangebot beeinflusst werden. Als letzter Aspekt soll das umfassende Gebiet des Wasserhaushaltes mit seinen Auswirkungen auf das Wachstum von Tomatenpflanzen anhand der bereits im Ergebnisteil dargelegten Parameter näher diskutiert werden.

2.4.1 Beeinflussung des Wachstums und der Biomassenverteilung durch die N-Form und das Wasserangebot

Obwohl in der Literatur eine Intoleranz der Tomatenpflanze auf Ammoniumernährung (JUNGK, 1967; MAGALHAES, 1983A) und daraus resultierende Wachstumsdepressionen (CLARK, 1936; MERKEL, 1973; POLIZOTTO ET AL., 1975; GERENDÁS ET AL., 1997) festgestellt wurden, konnte in diesem Versuch keine negative Auswirkung eines hohen Ammoniumangebotes auf das Wachstum zur vegetativen und generativen Phase beobachtet werden. Bevor die Ergebnisse diskutiert werden, sollen kurz die Parameter, die für ammoniuminduzierte Wachstumsdepressionen in Frage kommen, erläutert werden.

(1) Erhöhtes Ammoniumangebot

Wachstumsdepressionen können die Folgen einer Ammoniumtoxizität sein, d.h. es wird mehr Ammonium angeboten als von der Pflanze assimiliert werden kann. Grund dafür ist der Mangel an den benötigten C-Skeletten die hauptsächlich aus der Photosynthese über den Tricarbonsäure-Zyklus bereitgestellt werden (HARADA ET AL., 1968; MAYNARD UND BARKER, 1969; GANMORE-NEUMANN UND KAFKAFI, 1983; GERENDÁS UND SATTELMACHER, 1995). Eine höhere Aktivität der PEP-Carboxylase und eine Verdopplung des O_2 -Konsums sowie ein geringerer Zuckergehalt in den Wurzeln treten auf. Eine erhöhte Translokation freier Ammoniumionen im Xylem führt zu einer erhöhten Konzentration freien Ammoniums im Spross, die das Auftreten toxischer Symptome wie verringertes Wachstum und geringe Qualität der Frucht bewirkt (FINDENEK ET AL., 1989). Das Auftreten von Toxizitätssymptomen ist abhängig von der Konzentration an Ammonium in der Nährlösung (GERENDÁS ET AL., 1995) und der zum Schutz gegen Ammoniumtoxizität angebotenen Menge an Kaliumionen (BARKER ET AL., 1967).

(2) Veränderter Osmolythaushalt

Der Osmolythaushalt verändert sich bei einer ammoniumhaltigen Nährlösung mit keinem oder nur einem geringen Anteil an Nitrationen (SALSAC ET AL., 1987; CHAILLOU ET AL., 1991). Ammoniumernährte Pflanzen weisen geringe Gehalte an Nitrat, osmotisch wirksamen Kationen und Carboxylaten auf. Dies resultiert in einem höheren osmotischen Potential. Die Wassergehalte werden von den Osmolytgehalten beeinflusst (MAGALHAES UND WILCOX, 1983A; MENGEL, 1984). Eine Stabilisierung des Wasserhaushaltes kann durch Zugabe von Chlorid erfolgen (SMITH ET AL., 1988).

(3) Umweltfaktoren für Ammoniumtoxizität

Hohe Temperaturen im Wurzelbereich (GANMORE-NEUMANN UND KAFKAFI, 1983) verstärken z.B. die toxischen Effekte ammoniumernährter Pflanzen, die in der Rhizosphäre weniger temperaturtolerant sind (GANMORE-NEUMANN UND KAFKAFI, 1980A). Der Grund für diese Temperaturunterschiede kann in dem geringeren Gehalt an Kohlenhydraten ammoniumernährter Pflanzen liegen (GANMORE-NEUMANN UND KAFKAFI, 1983).

Nicht nur die Temperatur, sondern auch die Lichtintensität beeinflusst entweder positiv (BARKER UND MILLS, 1980) oder negativ (MAGALHAES UND WILCOX, 1983A,B) die mit Ammonium ernährten Pflanzen. Hohes Lichtangebot (GERENDÁS ET AL., 1997) kann durch das Nichtvorhandensein von Nitrat und die Freisetzung von O₂-Radikalen (BUSCHMANN UND GRUMBACH, 1985) zu Ammoniumtoxizität führen.

(4) Niedriger pH-Wert und induzierter Nährstoffmangel

Wie vielmals in der Literatur beschrieben resultiert eine Ammoniumernährung durch die Abgabe von H⁺-Ionen zum Ladungsausgleich und die geringere Aufnahme von anderen Kationen wie Kalium, Calcium und Magnesium in einer Versauerung der Rhizosphäre, die sich wiederum negativ auf die weitere Verfügbarkeit anderer Kationen auswirkt. Die Folge ist ein induzierter Nährstoffmangel (KIRKBY UND MENGEL, 1967; CHAILLOU ET AL., 1986). Dieser führt zu vermindertem Wachstum (COX UND REISENAUER, 1973). Lange Zeit wurde angenommen, dass sich der externe pH des Nährmediums auf den internen pH des Cytosols auswirkt (KIRKBY UND MENGEL, 1967; ALLEN UND SMITH, 1986), was durch die Untersuchungen von GERENDÁS UND SATTELMACHER (1990) widerlegt werden konnte. Inwieweit eine ammoniumhaltige Nährlösung das Spross- und/ oder Wurzelwachstum beeinträchtigt, hängt sowohl von der Pflanzenart (LEWIS UND CHADWICK, 1983; LINDT UND FELLER, 1987; LEWIS ET AL., 1989; RAAB UND TERRY, 1994) als auch von der angebotenen Nährlösungskonzentration ab, da auf Kosten der anderen Organe die Wurzeltrockenmasse der Tomatenpflanzen steigt. Bei einer moderaten Nährlösungskonzentration hat die N-Quelle auf das Spross/ Wurzel-Verhältnis keinen Einfluss (CLAUSSEN, 2002).

(5) Beeinflussung des Phytohormonhaushaltes

Einige Studien zeigen, dass die N-Form sich auf die Konzentration der Cytokinine und anderer Phytohormone, wie Auxine und die Abscisinsäure auswirkt (BUBAN ET AL., 1978; SATTELMACHER UND MARSCHNER, 1978; SMICKLAS UND BELOW, 1992). So stellten GERENDÁS UND SATTELMACHER (1990) einen positiven Einfluss der Ammoniumernährung auf das Wachstum der Wurzelspitzen fest, in denen die Cytokinine synthetisiert werden (ATWELL ET AL., 1999). Einhergehend mit dem steigenden Cytokiningehalt ist auch ein Anstieg des Auxingehaltes zu verzeichnen, das im wachsenden Gewebe wie jungen Blättern und Früchten synthetisiert wird

und sich positiv auf das Sprosswachstum auswirkt (WALCH-LIU ET AL., 2000; ATWELL ET AL., 1999).

Die Abscisinsäure entwickelt sich aus Karotinoiden und Mevalonsäure in den Blättern von Tomatenpflanzen und tritt als Indikator für Wassermangel auf. Sie wird in den Wurzeln synthetisiert oder aus der Bodenlösung aufgenommen und über den Xylemsaft transportiert (ATWELL ET AL., 1999; WILKINSON UND DAVIES, 2002).

Zu (1) Erhöhtes Ammoniumangebot

Die Literatur liefert sowohl Beweise für eine Wachstumsdepression bei Ammoniumernährung (BENNET ET AL., 1964; MAYNARD UND BARKER, 1969; MAGALHAES UND WILCOX, 1984A,B; WILCOX ET AL., 1985) als auch für eine Wachstumsstimulierung (COX UND REISENAUER, 1973; GERENDÁS UND SATTELMACHER, 1990). Ausschlaggebend ist jeweils die Konzentration der Nährlösung an Ammonium. Bei geringer Nährlösungskonzentration unter 1 mM fanden COX UND REISENAUER (1973) an Weizen, GERENDÁS UND SATTELMACHER (1990) an Tomaten und Kartoffeln eine stimulierende Wirkung des Ammoniums auf das Wachstum der Pflanzen, während die gefundenen Wachstumsdepressionen der anderen Autoren auf Versuchen mit einer 8 – 15 mM Nährlösung basierten.

Die Art der Versuchspflanzen ist ebenfalls von Bedeutung. Ammoniumtolerante Pflanzen wie Mais reagierten erst in einem höheren Konzentrationsbereich mit Wachstumshemmungen (JUNGK, 1977), während bei weniger ammoniumtoleranten Pflanzen wie Tomaten bei verhältnismäßig geringen Konzentrationen von über 1 mM negative Auswirkungen auftraten (GERENDÁS UND SATTELMACHER, 1990). Durch ein erhöhtes Kaliumangebot kann kurzfristig eine ausschließliche Ammoniumernährung für die Pflanze "verträglicher" gestaltet werden (GERENDÁS ET AL., 1997). Auf das K/N-Verhältnis soll in Kapitel 2.4.2 noch näher eingegangen werden.

MAGHRABI ET AL. (1985) bewiesen in ihren Versuchen, dass

- erstens bei ausschließlichem Ammoniumangebot auch dementsprechend hohe Mengen an Ammonium aufgenommen werden.
- zweitens unter einem Nitrat- und Ammoniummischangebot ein höheres Wachstum zu finden ist, da bevorzugt zuerst Ammoniumionen aufgenommen werden und kompensatorisch die Aufnahme anderer Kationen sinkt.

Hohe Mengen an Nitrat bzw. Ammonium werden aufgenommen wie am Perkolat, das von Nitrat und Ammonium mit der Zeit abgereichert wurde, zu sehen ist (Tabelle 2-6). Es ist von einem ausreichenden oder eher an den Mangelbereich grenzenden Versorgungszustand auszugehen. Ein Überangebot hat dann negative Folgen, wenn ein normales Nährstoff- und Wasserangebot ebenfalls nicht gegeben ist. An dieser Stelle soll nochmals darauf hingewiesen werden, dass die Intention dieses Versuches darin bestand, die Reaktion (Entwicklung, Wachstum, Physiologie) bei adäquatem N-Angebot auf unterschiedliche $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$ -Verhältnisse zu testen (VOOGT, 1993) und nicht darin, bei der Pflanze eine schädigende Wirkung hervorzurufen.

Auch der zweite Punkt von MAGHRABI ET AL. (1985) konnte bestätigt werden, denn die Mischvarianten zeigten eine erhöhte Trockenmassenproduktion.

Ein Wachstum stimulierender Effekt kann auf den geringeren photochemischen Energieaufwand bei der Ammoniumassimilation im Gegensatz zur Nitratreduktion unter geringem Ammoniumangebot zurückzuführen sein (RAVEN ET AL., 1992; FLORES ET AL., 2001). Indirekt können der Ladungsausgleich des pH-Gradienten (RAVEN ET AL., 1992) sowie eine Veränderung des Gleichgewichtes der Phytohormone (BUBAN ET AL., 1978; siehe Punkt (5)) wachstumsfördernd wirken.

In den Versuchen von MAGHRABI ET AL. (1985) wurde Ammonium entweder als Ammoniumchlorid oder Ammoniumnitrat in Konzentrationen von 0, 2, 4 und 8 mM angeboten. Nur unter der höchsten Konzentration sank der pH-Wert bei Ammoniumchlorid. Dies liegt entweder an einer erhöhten Aufnahme von Ammonium bei gleichzeitiger Abgabe von H^+ -Ionen oder an einer unterproportionalen Aufnahme von Chlorid im Vergleich zu Nitrat (Punkt 4). Im Versuch wurde die Nährlösung so zusammengestellt, dass die Summe von Nitrat und Chlorid 10 mM betrug und somit bei der 0:100 Variante eine 10 mM Chloridkonzentration vorlag. Damit stellt sich die Frage, ob bei steigendem Ammoniumangebot mit einer Chloridtoxizität oder einer verbesserten Aufnahme des Ammoniums zu rechnen wäre, da Chlorid das fehlende Osmotikum Nitrat ersetzen kann.

Zu (2) Veränderter Osmolythaushalt

Ein veränderter Osmolytgehalt beruht auf einer Variation an wichtigen Osmolyten, wie Nitrat, organischen (Carboxylate) und anorganischen Anionen und Zuckern. Es gibt in der Literatur sowohl Angaben über ein reduziertes Wachstum von ammoniumernährten Pflanzen aufgrund des Fehlens von Nitrat als wichtiges Osmotikum (CHAILLOU ET AL., 1986; SALSAC ET AL., 1987; RAAB UND TERRY, 1994) als auch darüber, dass Chlorid bei einer Ammoniumernährung Nitrat als Osmotikum ersetzen kann und keine Unterschiede im osmotischen Potential im Vergleich zu einer alleinigen Nitraternährung zu finden sind (WALCH-LIU ET AL., 2000).

Als letzte große Gruppe sind die Kohlenhydrate in Form von Zuckern zu erwähnen. Osmotisch wirksame Zucker können akkumuliert werden, um den osmotischen Wert bei mangelndem Nitrat- oder Elektrolytgehalt (BLOM-ZANDSTRA UND LAMPE, 1985; VEEN UND KLEINENDORST, 1986) aufrecht zu erhalten. Da ammoniumernährte Pflanzen arm an Kalium, Nitrat und Carboxylaten sind, muss mit einer Anreicherung osmotisch wirksamer Zucker gerechnet werden, was einen erhöhten Energiebedarf (RAVEN, 1985) und damit Wachstumsdepressionen zur Folge haben könnte. Allgemein steigen die Osmolytgehalte in den Blättern mit erhöhtem Ammoniumangebot, sinken aber bei ausschließlicher Ammoniumernährung (Abbildung 2-9). Bei den ammoniumernährten Pflanzen müssen alternative Osmotika wirken, wenn keine erhöhten Gehalte an Carboxylaten (Tabelle 2-11), Nitrat (Abbildung 2-5) und Kalium (Tabelle 2-7) im Gewebe gefunden werden. Die Zuckergehalte in den Wurzeln wurden nicht gemessen, jedoch zeigte eine Ammoniumernährung keine verminderte Trockenmassenproduktion, was gegen die energieaufwendige Anreicherung von Zuckern spricht (Tabelle 2-2, Tabelle 2-4).

Zu (3) Temperatur- und Lichtempfindlichkeit

Hinsichtlich der Temperaturempfindlichkeit wurden bei Tomaten maximale Trockenmassenerträge bei Wurzeltemperaturen von 34 °C unter Nitrat- und 24 °C unter Ammoniumernährung ermittelt (GANMORE-NEUMANN UND KAFKAFI, 1980A). Ammoniumernährte Pflanzen enthalten geringere Gehalte an Kohlenhydraten, da sie diese verstärkt zur Detoxifizierung des Ammoniums in der Wurzel benötigen (GIVAN, 1979; GANMORE-NEUMANN UND KAFKAFI, 1983; CHAILLOU ET AL., 1991). Mit Erhöhung der

Temperatur steigt auch die Veratmung von Kohlenhydraten und somit die Temperaturempfindlichkeit.

Ein weiterer Umweltfaktor wäre der Lichteinfluss (MAGALHAES UND WILCOX, 1984A). Bezüglich der Auswirkung der Lichtintensität auf ammoniumgedüngte Pflanzen gibt es unterschiedliche Literaturangaben.

Zum einen steigt die Photosyntheserate mit der Lichtintensität an und es kann ein erhöhter Gehalt an C-Skeletten für die Assimilation des Ammoniums ermittelt werden (GIVAN, 1979). Zum anderen zeigt sich eine höhere Empfindlichkeit der Pflanze gegenüber Ammoniumionen beruhend auf einer Verlagerung freien Ammoniums im Transpirationsstrom (MAGALHAES UND WILCOX, 1983A,B; ZORNOZA ET AL., 1987). Es kommt zu einer Akkumulation des toxisch wirkenden Ammoniums, die zu einer Hemmung der Photosyntheserate führt (MAGALHAES UND HUBER, 1989).

In der Literatur gibt es auch Angaben über einen erhöhten Gehalt an freiem Ammonium im Gewebe ohne eingeschränkte Photosyntheserate (KENDALL ET AL., 1986; BLACKWELL ET AL., 1988; ZHU ET AL., 2000).

Es konnte weder eine Beeinträchtigung des Wurzelwachstums (Tabelle 2-2; Tabelle 2-4) noch eine eingeschränkte Aufnahme von Nitrat bzw. Ammonium gefunden werden (Tabelle 2-6). Es ist zu vermuten, dass sowohl das gebotene Ammonium aufgenommen als auch vollständig assimiliert wird.

Zu (4) pH-Wert und induzierter Nährstoffmangel

Eine Versauerung der Rhizosphäre wirkt sich negativ auf die weitere Verfügbarkeit anderer Kationen aus, positiv dagegen auf die Aufnahme von HPO_4^{2-} und SO_4^{2-} (KIRKBY UND MENGEL, 1967; MARSCHNER UND RÖMHELD, 1983).

Dieser induzierte Nährstoffmangel (KIRKBY UND HUGHES, 1970; FINDENEGG ET AL., 1982) führt in Abhängigkeit des Substrates zu Wachstumsdepressionen (COX UND REISENAUER, 1973).

MAGALHAES UND WILCOX (1984B) konnten bei Torf mit 4 mM Ammonium düngen ohne Toxizitätssymptome zu erhalten, da durch die hohe Puffer- und Kationenaustauschkapazität die Menge an freiem Ammonium in der Rhizosphäre immer im Bereich der Aufnahmekapazität der Pflanze lag. Tomatenpflanzen in Quarzsand wiesen dagegen

bereits bei einer Konzentration von 2 mM Toxizitätssymptome auf (WILCOX ET AL., 1985).

Bei Perlit, ein Substrat mit geringer Kationen- und Anionenaustauschkapazität und geringer pH-Pufferung, hat das Nährstoffangebot unmittelbare Auswirkungen auf den Rhizosphären-pH und damit auf die Nährstoffaufnahme. Der pH sank nicht unter 6,7 (Tabelle 2-6) und liegt damit weit über der Grenze für negative Effekte ($\text{pH} < 5,0$; GÖHLER UND MOLITOR, 2002). Ein neutraler pH-Wert konnte durch die gestaffelte Kalkung aufrechterhalten werden, in Übereinstimmung mit einer erheblich besseren Nutzung des angebotenen Ammoniums (BARKER ET AL., 1967; CLAASSEN UND WILCOX, 1974; TOLLEY-HENRY UND RAPER, 1986).

Ein konstanter optimaler pH-Bereich ist bei einer Ammoniumernährung wichtig, um ein optimales Wachstum zu gewährleisten (FINDENEGG, 1987). PH-Werte darüber zeigen eine höhere Akkumulation von freiem Ammonium, v.a. in den Wurzeln, was zu einem höheren Wurzel- als Sprosswachstum führt (REISENAUER, 1978). PH-Werte darunter haben aufgrund einer Interaktion von Ammonium und Kalium ein eingeschränktes Wachstum zur Folge (BARKER UND MILLS, 1980; FINDENEGG, 1987).

Grund für das Absinken des Spross/ Wurzel-Verhältnisses (Abbildung 2-3) im Versuch war ein steigendes Wurzelwachstum. Dies liegt nicht in einem zu hohen pH, sondern in einem beeinträchtigten Sprosswachstum begründet (VAN BEUSICHEM ET AL., 1988; RAAB UND TERRY, 1994). Das geringere Sprosswachstum resultiert aus einer verminderten Blattfläche, weniger aus einer geringeren Blattproduktion (Tabelle 2-2; Tabelle 2-4; WINTER ET AL., 1982; OTA ET AL., 1988).

Bezüglich des Einflusses einer Ammoniumernährung auf das Wurzelwachstum gibt es in der Literatur unterschiedliche Meinungen.

So wurde in vielen Kulturen eine Beeinträchtigung des Wurzelwachstums unter steigendem Ammoniumangebot gefunden, wie z.B. bei Gerste (LEWIS UND CHADWICK, 1983), Gurke (LINDT UND FELLER, 1987), Weizen (LEWIS ET AL., 1989) und Tomate (GERENDÁS, 1992).

Andere Autoren wiederum kamen zu dem Ergebnis, dass das Wurzelwachstum weder von der N-Form noch von der angebotenen Konzentration abhängig ist (BENNET ET AL., 1964; BLAIR ET AL., 1970). Im Widerspruch dazu fanden KIRKBY UND MENGEL

(1967) bei hohem N-Angebot in Tomaten, GERENDÁS (1992) bei eher luxuriöser N-Versorgung in Mais ein geringeres Spross/ Wurzel-Verhältnis unter Ammoniumernährung. Somit kann je nach Konzentration der Ammoniumnährlösung entweder ein erhöhtes oder toxizitäts-bedingt eingeschränktes Wurzelwachstum erwartet werden (LEWIS UND CHADWICK, 1983; LINDT UND FELLER, 1987; LEWIS ET AL., 1989).

Ein Angebot von einer 10 mM konzentrierten Nährlösung spricht eher für ein hohes N-Angebot, so dass diese Befunde bestätigt werden können, während eine Unabhängigkeit des Spross/ Wurzel-Verhältnisses von der N-Form nicht gefunden werden konnte (Abbildung 2-3). Durch die hoch konzentrierte Nährlösung und die Abreicherung des Perkolates an Ammonium kann von einer hohen Belastung des Energiestoffwechsels in den Wurzeln der ammoniumernährten Pflanzen ausgegangen werden (GIVAN, 1979). Resultat ist ein erhöhter Sauerstoffverbrauch (WAKIMOTO UND YAMADA, 1985), damit eine verstärkte Phloementladung in der Wurzel (THOMS, 1992), eine Verschiebung der endogenen Phytohormonbalance und letztendlich ein verstärktes Wurzelwachstum (Punkt 5; ZIEGLER, 1975).

Zu (5) Beeinflussung des Phytohormonhaushaltes

In diesem Abschnitt soll nur kurz auf die von der N-Form abhängigen Hormone Cytokinin und Auxin eingegangen werden (SATTELMACHER UND MARSCHNER, 1978), da im Versuch keine Phytohormone direkt ermittelt wurden.

Während BUBAN ET AL. (1978) einen positiven Einfluss der Ammoniumernährung auf den Gehalt an Cytokinin im Xylemexudat von Apfelbäumen aufzeigte, wies WALCH-LIU ET AL. (2000) an Tabak einen bis zu 30% reduzierten Cytokiningehalt bei Ammoniumernährung nach. Ein abnehmender Cytokiningehalt im Xylemsaft und Blattgewebe hat ein reduziertes Blattwachstum zur Folge (SATTELMACHER UND MARSCHNER, 1978; PALMER ET AL., 1996). Eine Zugabe von Cytokinin an die Wurzel resultiert in ein erhöhtes Sprosswachstum wie auch in ein gesteigertes Blattwachstum, das sich sowohl an einer erhöhten Zellteilungsrate (TAIZ UND ZEIGER, 1998) als auch erhöhter Zellexpansion zeigt (RAYLE ET AL., 1982).

Die Ergebnisse gehen konform mit diesen Befunden (Tabelle 2-2, Tabelle 2-4).

Cytokinine interagieren mit den Auxinen, die ebenfalls involviert sind in die Zellexpansion (COENEN UND LOMAX, 1997) und ein höheres Spross/ Wurzel-Verhältnis (WALCH-LIU ET AL., 2000) bewirken.

Im Versuch zeigt sich sowohl zum ersten als auch zum zweiten Erntetermin mit zunehmender Ammoniumdüngung niedrigere Spross/ Wurzel-Verhältnisse, was auf die hohe Wurzeltrockenmasse zurückzuführen ist (Punkt 4 und Abbildung 2-3). Ein Grund hierfür könnte die mit den Assimilaten in die Wurzeln translozierten Auxine sein (ZIEGLER, 1975), die eine Verschiebung des Phytohormongleichgewichtes und damit eine erhöhte Wurzeltrockenmasse und ein vermindertes Spross/ Wurzel-Verhältnis bewirken können.

2.4.2 Auswirkung der N-Form und des Wasserangebotes auf die Qualität der Tomatenfrucht

Der Ertrag der Tomate spiegelt sich nicht nur in der zu erntenden Menge, sondern vielmehr in der Qualität der Tomatenfrucht wider. Der Ertrag an sich ist von der N-Form (BORYS ET AL., 1970) und dem Wasserangebot (VEIT-KÖHLER, 1999; HOHJO, 2001) abhängig. Unter geringem Wasserangebot sind sowohl das Pflanzenwachstum als auch die Anzahl der Fruchtstände und damit die Tomaten-Erträge (VEIT-KÖHLER, 1999) reduziert.

Die verwendete Tomatensorte "Daniella" liefert über 12 Monate oder länger Tomaten. Ihre Früchte der Reifegruppe VI (LÓPEZ- ANDRÉU ET AL., 1986) bestätigten diese Befunde, dass unter mildem Wasserstress sowohl die Anzahl der Tomaten pro Pflanze als auch die Tomatenfrischmasse der einzelnen Frucht geringer ist als unter normalem Wasserangebot (Tabelle 2-4).

Nicht nur die Fruchtfrischmasse und die Tomatenanzahl pro Pflanze sind für den Ertrag wichtig, sondern auch die Qualität. Diese wird bestimmt von den die Reifung, den Geschmack und die Gesundheit beeinflussenden Parametern wie

- (1) das K:N-Verhältnis
- (2) die Zucker-, Anionen- und Säuregehalte
- (3) die Gehalte an Karotinoiden

Zu (1) das K:N-Verhältnis

Das Kaliumangebot in diesem Versuch wurde mit Fruchtansatz von 4 mM auf 6 mM erhöht. Somit kann von einem K:N-Verhältnis von anfangs 1:1 und später von 1,6:1 ausgegangen werden, das zwischen den angegebenen Empfehlungen von 1,2:1 während der vegetativen Phase und 2,5:1 nach der Fruchtreifung liegt (ADAMS UND MASSAY, 1984; ADAMS, 1986).

Die Aufnahme von Stickstoff und Kalium korreliert mit der Wasseraufnahme, wie Versuche an Gurken (ADAMS, 1980) und Tomaten (PAPADOPOULOS UND RENDIG, 1983) zeigen. Sie verändert sich dementsprechend im Tagesverlauf (ADAMS UND MASSEY, 1984). Da bei Mangel des einen Kations das andere stark akkumuliert wird, ist das Verhältnis an sich für den Ertrag von großer Bedeutung.

Höchste Kaliumaufnahme bei Kartoffeln und Tomaten konnte unter einer $\text{NH}_4^+\text{NO}_3^-$ -Düngung erzielt werden (BORYS ET AL., 1970) wie an den Gehalten im Blattgewebe der 50:50-Variante in Tabelle 2-7 zu sehen ist.

Nach MAYNARD ET AL. (1968) bewirkt ein erhöhtes Kalium-Angebot bei ausschließlicher Ammoniumernährung langfristig eine verbesserte Assimilation des Ammoniums, da sich das K^+/NH_4^+ -Verhältnis erhöht, die Proteinstruktur verändert und somit eine erhöhte Enzymtätigkeit zur Folge hat (BARKER, 1968; MAYNARD ET AL., 1968). BARKER ET AL. (1967) erkannten ebenfalls die protektive Rolle des Kaliums gegen Ammoniumtoxizität bei einem hohen K^+/NH_4^+ -Verhältnis, da bei Mangel an dem einen Kation das andere verstärkt assimiliert wird (ADAMS UND MASSEY, 1984).

Die Ergebnisse zeigen bei einem erhöhten Kaliumangebot zu allen Behandlungen einen Rückgang des Tomatenertrages mit Ammoniumernährung (Tabelle 2-4), jedoch zu keiner Zeit Toxizitätssymptome.

Zu (2) Zucker-, Anionen- und Säuregehalte

Mit Reifung der Frucht steigt der Zuckergehalt, wobei zwischen den grünen und roten Tomaten nur ein Unterschied von 1% besteht (LÓPEZ-ANDRÉU ET AL., 1986). Der Zuckergehalt und die Tomatenfarbe spiegeln die Fruchtreife wider (VEIT-KÖHLER, 1999). Ammoniumernährte Pflanzen zeigen eine langsamere Fruchtentwicklung und zum Erntezeitpunkt eine geringere Fruchtfrischmasse sowie geringere Zuckergehalte (Tabelle 2-9; Tabelle 2-10). Ein späteres Ansetzen und Abreifen der Tomaten und

somit eine höhere Trockenmasse bei einem Ammoniumanteil von 50% kann beobachtet werden.

Größer als der Effekt der N-Form ist der des Wasserangebotes. Unter mildem Wasserstress steigt die Trockenmasse, der Gehalt an löslichen Feststoffen, der Zuckergehalt in der Frucht (ADAMS UND HO, 1990; MITCHELL ET AL., 1991) und damit die Qualität (NAGY, 1980; VEIT-KÖHLER ET AL., 1999). Ein Grund für den erhöhten Kohlenhydratgehalt ist erstens die beschleunigte Reifung, die eine verstärkte Translokation von assimilierten CO₂ von den Blättern ("source") in die Früchte ("sink") bewirkt (RENQUIST ET AL., 2001; VEIT-KÖHLER ET AL., 2001). Zweitens wird in der Literatur eine erhöhte Saccharosesynthase-Aktivität genannt (BALIBREA ET AL., 1999), deren Aktivität von SUN ET AL. (1992) als Indikator für Fruchtwachstum und somit "sink"-Stärke angesehen wird, da sie linear zur Fruchtgröße korreliert.

Höhere Glukose- und Fruktosegehalte unter mildem Wasserstress können bei allen Varianten bis auf die 75:25-Variante bei Glukose und die 50:50- bei Fruktose gefunden werden (Tabelle 2-10). Die Zuckergehalte liegen im unteren Bereich des in der Literatur zitierten Intervalls zwischen 20 und 33 mg g⁻¹ FM (LÓPEZ-ANDRÉU ET AL., 1986; AUERSWALD ET AL., 1996).

Warum die beiden Mischvarianten unter geringem Wasserangebot teilweise höhere Zuckergehalte aufweisen, kann an dem zusätzlich positiven Einfluss einer Ammoniumernährung auf die Zuckergehalte liegen, der vor allem in Mischvarianten zu beobachten ist (HOHJO, 2001).

Die Translokationsrate von Assimilaten in die Früchte wird durch einen Salzstress begünstigt (LAPUSHER ET AL., 1986; PETERSEN ET AL., 1998; AUERSWALD ET AL., 1999). Nach DORAIS ET AL. (2001) ist die elektrische Leitfähigkeit der Nährlösung für den hohen Zuckergehalt verantwortlich. Ein steigender EC in der Nährlösung hat eine Reduzierung der Anzahl der Fruchtausätze (ADAMS UND HO, 1990), der Wachstumsrate der Frucht und auch der Fruchtgröße aufgrund sinkenden Wasserpotentials und damit geringeren Wasserflusses in die Frucht zur Folge (DORAIS ET AL., 2001). Die Qualität steigt gleichzeitig durch einen Anstieg der Gehalte an Zucker, Vitamin C, Säuren, Karotinoiden und Mineralien, solange der EC in einem tolerierbaren Rahmen bis 5 mS cm⁻¹ bleibt (PETERSEN ET AL., 1998; DORAIS ET AL., 2001). Durch einen hohen EC wird außerdem die Trockenmassenproduktion der Frucht erhöht und damit die

Cuticula dicker und widerstandsfähiger (DE KONING, 1992). Damit treten bei der Verpackung, Lagerung und auch dem Transport weniger Schäden an der Frucht auf (DORAIS ET AL., 2001).

Der Auswirkungsgrad einer Steigerung des EC-Wertes von 1 mS cm^{-1} in der Nährlösung ist unter anderem abhängig von der Tomatensorte und der Lichteinstrahlung (AUERSWALD ET AL., 1999; DORAIS ET AL., 2001). Bei der mäßig-salztoleranten Sorte "Daniella" kann von einem Anstieg der löslichen Stoffe von 10,5% bei einem EC-Anstieg von 1 mS cm^{-1} ausgegangen werden, sofern der mindest EC von 2 mS cm^{-1} eingehalten wird (DORAIS ET AL., 2001).

Der optimale EC-Wert ist demnach bei der geringen Lichteinstrahlung unserer Versuchsbedingungen von ca. $350 \mu\text{mol s}^{-1}$ bei 5 mS cm^{-1} einzuordnen. Dieser Wert liegt deutlich über den gemessenen Werten (Tabelle 2-6), die sich nach DORAIS ET AL. (2001) noch im optimalen Niveau für eine gute Tomatenqualität befinden.

Die Qualität wird bei sehr niedrigen EC-Werten unter 1 mS cm^{-1} negativ beeinflusst. SONNEVELD UND VOOGT (1990) sprechen von einer geringeren Wasser-, aber höheren Nährstoffaufnahme bei einem EC von 3 mS cm^{-1} . Allerdings weisen unterschiedliche Nährstoffe höchste Gehalte bei unterschiedlichen EC-Werten auf. Auch LIN (1999) fand eine bessere Fruchtqualität mit höheren Zucker- und Säuregehalten bei höheren EC-Werten bis 10 mS cm^{-1} , jedoch bezüglich der Krankheitsanfälligkeit und des Fruchtertrages eine negative Entwicklung.

Mit dem Salzstress erhöht sich nicht nur der Gehalt an Zuckern, sondern auch der an Säuren (VEIT-KÖHLER, 1999; AUERSWALD ET AL., 1999), an denen Citrat und Oxalat gemessen wurden (Tabelle 2-11). Beide Säuren zeigen nur in den beiden Mischvarianten (75:25 und 50:50) höhere Gehalte bei mildem Wasserstress. Der milde Wasserstress lässt zwar den EC-Wert steigen (Tabelle 2-6), allerdings liegen unsere EC-Werten, wie bereits oben erwähnt, im tolerierbaren Bereich; es liegt kein Salzstress vor.

Zu (3) Die Gehalte an Karotinoiden

Die Tomate an sich ist ernährungsphysiologisch eine sehr wertvolle Frucht, da sie verschiedene Antioxidantien wie Vitamin C, β -Karotin und Lycopin enthält. Das Vita-

min C ist von dem Gehalt an Kohlenhydraten abhängig (CONKLIN ET AL., 1998; WHEELER ET AL., 1998) und wurde nicht gesondert gemessen.

Lykopine zeigen eine antikanzerogene und immunmodulatorische Wirkung (www.dge.de). Untersuchungen haben ergeben, dass sie die Kommunikation der Zellen untereinander verbessern, was ein Schutzmechanismus vor Krebs sein könnte.

In der grünen Tomatenfrucht befinden sich vorwiegend Chlorophylle als Lichtschutz für die Photosynthese. Mit Rötung der Frucht werden diese nicht mehr benötigt und dementsprechend abgebaut, parallel dazu die Karotinoide Lykopin und β -Karotin aufgebaut (FRASER ET AL., 1994). Einhergehend mit der Veränderung der Pigmentierung entwickelt sich der Amyloplast über den Chloroplasten zum Chromoplasten, der die Karotinoide in Kristallform enthält (LURIE ET AL., 1996; BONORA ET AL., 2000). Nach BONORA (2000) setzen sich diese zu 37% aus Lykopin und zu 4,2% aus β -Karotin zusammen. LÓPEZ-ANDRÉU ET AL. (1986) spricht von Anfangsgehalten an Lykopin von $0,14 \mu\text{g g}^{-1}$ FM und einer Steigerung bis zu $80,8 \mu\text{g g}^{-1}$ Frischmasse bei dunkelroten Früchten im Reifestadium VII. Verglichen mit unseren Lykopin-Werten von $28 \mu\text{g g}^{-1}$ FM bis $43 \mu\text{g g}^{-1}$ FM unter normalem Wasserangebot zur Schlussernte ist entweder bereits eine Abnahme der Lykopingehalte, wie sie mit der "Überreifung" eintritt, (LÓPEZ-ANDRÉU ET AL., 1986) oder allgemein niedrigere Karotinoid-Gehalte zu verzeichnen. Letzteres bestätigt sich durch einen Vergleich der β -Karotin-Gehalte, die von $1,05 \mu\text{g g}^{-1}$ FM auf $4,55 \mu\text{g g}^{-1}$ FM bei Abreife steigen (LÓPEZ-ANDRÉU ET AL., 1986). Unsere Werte der roten Früchte im Reifestadium VI liegen unter normalem Wasserangebot bei $2,5 - 2,6 \mu\text{g g}^{-1}$ Frischmasse (Tabelle 2-12), was in der Mitte des angegebenen Intervalles liegt und eher auf an sich niedrigere Karotinoid-Gehalte schließen lässt. Dies wird bestätigt durch BONORA ET AL. (2000), die bei noch gelbrötlichen Früchten ähnlich hohe Gehalte an Lykopin und β -Karotin finden. Die Karotinoide werden mit Einsetzen der Reife schnell aufgebaut und in Form von Lykopin und β -Karotin akkumuliert (FRASER, 1994). Somit bestimmt der "innere Reifegrad" der Tomate (LÓPEZ-ANDRÉU ET AL., 1986) die Karotinoidgehalte, was der Grund für die heterogenen Gehalte an β -Karotin und Lykopin sein könnte.

2.4.3 Beeinflussung des Wasserhaushaltes der Pflanze durch die N-Form und das Wasserangebot

Der Wasserverbrauch der Tomatenpflanze schwankt in Abhängigkeit von N-Form und Entwicklungsstadium. Zur Vermeidung von unnötigen Wasserverlusten müssen Kerndaten wie Biomassenproduktion und –allokation, Wassernutzungseffizienz, Transpiration und Wassergehalte der einzelnen Pflanzengewebe für eine gezielte Bewässerung erfasst werden. Im Allgemeinen wirkt sich milder Wasserstress vor allem zur vegetativen Phase negativ auf das Pflanzenwachstum aus (LAMBERS UND POORTER, 1992; KITANO ET AL., 1996). In der generativen Phase vermindert ein geringeres Wasserangebot zwar den Ertrag (MINGO ET AL., 2003), erhöht dafür die Fruchtqualität (KOBASHI ET AL., 2000; HOHJO, 2001).

Um die Auswirkungen des Wasserangebotes in Abhängigkeit von der N-Form besser einschätzen zu können, sollen diese anhand von wichtigen Parametern diskutiert werden:

- (1) vermindertes Wachstum
- (2) reduzierte Wasseraufnahmerate und erhöhte Wassernutzungseffizienz
- (3) veränderter Osmolyt- und Wassergehalt im Pflanzengewebe

Zu (1) Vermindertes Wachstum und veränderte Trockenmassenallokation unter mildem Wasserstress

Zu beiden Ernteterminen hat ein verringertes Wasserangebot negative Auswirkungen auf das Wachstum (KLAPWIJK UND DE LINT, 1974). Hierbei reagiert die Spross-trockenmasse stärker auf Wasserentzug als die Wurzeltrockenmasse, da die Pflanzen erst die Transpirationsfläche reduzieren bevor die Wasser- und Nährstoffversorgung über die Wurzeln eingeschränkt wird (LAMBERS UND POORTER, 1992). Damit zeigen sich in der vegetativen Phase bei mildem Wasserstress eine Reduktion der Zellexpansion in den Blättern und eine geringere Zellteilungsrate (DE KONING UND HURD, 1983).

Unter beiden Wasserangebotsstufen war eine reduzierte Blattfläche und ein Anstieg des Wurzelanteils unabhängig von der angebotenen N-Form vorzufinden (Tabelle 2-2; Tabelle 2-4). Ein überproportional verringertes Wurzelwachstum und somit eine

Zunahme des Spross/ Wurzel-Verhältnisses kann nicht bestätigt werden (HEITHOLT, 1989).

Der Wurzelanteil unter mildem Wasserstress liegt deutlich höher und nimmt mit steigender Ammoniumernährung zu. Ein geringeres Spross/ Wurzel-Verhältnis bei reduziertem Wasser- und erhöhtem Ammoniumangebot ist die Folge (Abbildung 2-3), was eine stimulierende Wirkung des Wurzelwachstums bei einer Ammoniumernährung bestätigt (GERENDÁS ET AL., 1995).

Für ein vermindertes Wachstum könnte die Gefäßgröße (1,8 l Röhren) ausschlaggebend sein, die sich vor allem negativ auf das Wurzelwachstum auswirkt. COOPER (1972) zeigte in seinen Versuchen, dass Wasser- und Nährstoffrestriktionen der Grund für vermindertes Wachstum sind, vermindertes Wurzelwachstum infolge zu kleiner Gefäße jedoch keinen Effekt auf das Sprosswachstum hat. Ein Zusatzversuch hat ergeben, dass eine Abnahme des Gefäßvolumens von 1,8 l auf 0,8 l eine verringerte Pflanzentrockenmasse sowie Blattfläche zur Folge hatte (Abbildung 2-4).

Da die Wurzeltrockenmasse durch die Gefäßgröße und auch die N-Form nicht beeinflusst wird, stellt die Wasser- und Nährstoffrestriktion den limitierenden Faktor für das Pflanzenwachstum dar (DE KONING UND HURD, 1983).

Ein weiterer Grund für das unbehinderte Wurzelwachstum ist die energetisch günstigere Aufnahme von Ammonium unter moderater Ammoniumkonzentration (LIPS ET AL., 1990; RAVEN UND SPRENT, 1993; FLORES ET AL., 2001) und die Ausbildung von mehr Seitenwurzeln, somit einer größeren Wurzeldichte, die eine größere Aufnahme- fläche gewährleistet (GERENDÁS UND SATTELMACHER, 1990).

Zu (2) Sinkende Wasseraufnahmerate und steigende Wassernutzungseffizienz unter mildem Wasserstress in Abhängigkeit von der N-Form

Die Tomatenpflanze benötigt sowohl zum Aufbau ihrer vegetativen Masse als auch zur Fruchtbildung Wasser. Der kumulative Wasserverbrauch sinkt bei mildem Wasserstress und erhöhter Ammoniumernährung in Abhängigkeit der Biomassenproduktion (Tabelle 2-8; HEITHOLT, 1989). Der Einfluss der N-Form wird in der Schlussernte durch die Erhöhung der Kaliumzufuhr und seine quellende, Wasser sparende Wirkung verstärkt (MARSCHNER, 1995).

Entsprechend eines höheren Wasserverbrauches konnte bei hohem Wasserangebot und zunehmender Nitratdüngung eine gesteigerte Wasseraufnahmerate beobachtet werden (Abbildung 2-7). GUO (2001) bestätigte in einem split-root Versuch mit *Phaseolus vulgaris*, dass ein Ammoniumangebot die Wasseraufnahme einschränkt, eine Nitraternährung hingegen diese erhöht. Grund hierfür sind limitierende Wurzelprozesse, wie z.B. eine verminderte hydraulische Leitfähigkeit der Wurzel, die den Wasserfluss verringert (ERRHEBI UND WILCOX, 1990).

Nitraternährte Pflanzen nehmen zwar mehr Wasser auf, nutzen es aber weniger effektiv für die Biomassenproduktion. Dafür weisen sie neben einer geringeren Wassernutzungseffizienz eine höhere Transpirationsrate (Abbildung 2-6), eine höhere Photosyntheseleistung und auch mehr Kohlenhydrate auf (TOLLEY-HENRY UND RAPER, 1986).

Ammoniumernährte Pflanzen haben in Abhängigkeit der Konzentration an Ammonium eine höhere Wassernutzungseffizienz (CLAUSSEN, 2002; 5 mM NH_4^+ -Konzentration). Diese ist auf einen geringeren Verbrauch von Photonen und Wasser pro C-Atom bei der Assimilation zurückzuführen (RAVEN ET AL., 1992; RAVEN UND SPRENT, 1993). Bei einer hohen Ammoniumkonzentration kann die Wassernutzungseffizienz auch niedriger sein, da Ammonium toxisch wirkt. In diesem Fall steigen die Energiekosten beruhend auf einer erhöhten Wurzelrespiration, reduziertem Wachstum und dem Zusammenbruch der Zellfunktion. Die Wassernutzungseffizienz sinkt (BRITTO ET AL., 2001).

Nicht nur ein steigendes Ammoniumangebot sondern auch milder Wasserstress begünstigt die Wassernutzungseffizienz (MARTÍNEZ-CARRASCO ET AL., 1998; YIN UND RAVEN, 1998). BRÜCK ET AL. (1999) fanden eine erhöhte Wassernutzungseffizienz unter reduziertem Wasserangebot an Winterraps, da sich die Pflanzen durch eine veränderte Biomassenallokation zwischen Spross und Wurzel (Abschnitt 1) an die Mangelsituation adaptieren.

Zur ersten Ernte weisen die Pflanzen mit dem höchsten Zugewinn von C-Skeletten pro g Wasser auch die höchste Trockenmasse auf (RAVEN ET AL., 1992; CLAUSSEN, 2002). CLAUSSEN (2002) fand in seinen Versuchen in vergleichbar großen Gefäßen (2 l Volumen) und mit vergleichbarer Nährlösungszusammensetzung unter ähnlichen

Versuchsbedingungen auch zur Schlussernte eine starke Korrelation zwischen der Pflanzentrockenmasse und der Wassernutzungseffizienz. Dem entgegen lässt die bereits fortgeschrittene Seneszenz der Pflanzen und/ oder auch die doppelt so hohe Ammoniumkonzentration (10mM NH_4^+ in der 0:100 Variante) keine Korrelation der beiden Parameter erkennen (Tabelle 2-2, Tabelle 2-8).

Zu (3) Einfluss des Wasserangebotes auf die spezifische Blattfläche, den Wassergehalt des Blattes und den Osmolytgehalt in Abhängigkeit von der N-Form

Die Literatur (JENSEN ET AL., 1996; BRÜCK ET AL., 1999) belegt, dass eine Adaption der Pflanze an Wassermangel über eine Veränderung der spezifischen Blattfläche erfolgt.

Nach LAMBERS UND POORTER (1992) hat milder Wasserstress nicht nur eine geringere Biomassenallokation, sondern auch eine reduzierte Blattfläche und daraus resultierend eine geringere spezifische Blattfläche zur Folge (BOOGARD ET AL., 1996).

Im Versuch wurde die spezifische Blattfläche zu keinem Erntetermin von einem geringen Wasserangebot beeinflusst (Tabelle 2-2; Tabelle 2-4). Ein Grund für diese konträren Ergebnisse kann die Abhängigkeit der spezifischen Blattfläche von anatomischen Faktoren und auch der Akkumulation von Nicht-Struktur-Kohlenhydraten, beides von der Umwelt leicht zu beeinflussende Faktoren, sein (BRÜCK ET AL., 1999).

Der Wassergehalt des Blattes korreliert positiv mit dem Anteil der Mesophyll- und Epidermiszellen und spiegelt sich in der spezifischen Blattfläche wider. Eine Korrelation des Wassergehaltes des Blattes und der spezifischen Blattfläche ist die Folge (GARNIER UND LAURENT, 1994). Beide Erntetermine bestätigen das. Dabei bleibt der Wassergehalt des Blattes innerhalb eines großen Intervalls der Transpirationsrate unverändert, indem eine Erhöhung der Wurzelpermeabilität linear zu dem erhöhten Wasserfluss die Stresssituation ausgleicht (ASTON UND LAWLOR, 1979).

Weiter ist zur Aufrechterhaltung des Wassergehaltes in den Blättern unter Wassermangel ein höherer Osmolytgehalt erforderlich (Abbildung 2-9; ATWELL ET AL., 1999). Nach HARE ET AL. (1998) können Pflanzen bei mangelnder Synthese von bestimmten Osmolyten alternativ andere Osmolyte akkumulieren. So wurden unter Wasserstress höhere Zuckergehalte zur Aufrechterhaltung des Zellurgors gefunden (HARE ET AL., 1998).

Eine gute Korrelation von dem Osmolyt- und Wassergehalt des Blattes – unabhängig vom Wasserangebot - ist vor allem zur zweiten Ernte zu finden (Abbildung 2-9). Höhere Osmolyt- und Wassergehalte mit zunehmendem Ammoniumangebot lassen vermuten, dass Chlorid als Begleitung weitestgehend das fehlende Nitrat als Osmotikum ersetzen kann (HÄNDEL UND WEHRMANN, 1986B; VAN DER BOON ET AL., 1990). Nur bei einem vollständigen Ersetzen durch Chlorid würde der Blattwasser- und Osmolytgehalt beeinträchtigt werden, da es weniger effizient das Wasser zurück- und das Ionengleichgewicht beibehalten kann (BLOM-ZANDSTRA UND LAMPE, 1985; ZHU ET AL., 1999).

Entgegen dieser Behauptung wies die Variante ohne Nitrat (0:100) ebenfalls erhöhte Osmolyt- und nur leicht geringere Wassergehalte im Blatt im Vergleich zu den Mischvarianten auf. Grund hierfür könnte zum einen die Versuchspflanze (Chinakohl versus Tomate), zum anderen das verwendete Substrat (Nährlösungsversuch versus Substratversuch) sein.

2.5 Schlussfolgerung

In diesem Versuch wurde der Einfluss unterschiedlicher $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$ -Verhältnisse auf die Entwicklung, das Wachstum und die Physiologie von Tomatenpflanzen sowie die Beeinflussung der Fruchtqualität getestet. Weiter wurde durch ein ausreichendes und ein geringes Wasserangebot in den verschiedenen Entwicklungsstufen der Wasserbedarf der Pflanze in Abhängigkeit der gebotenen N-Form zur Vermeidung unnötiger Wassergaben ermittelt. Es lässt sich aussagen, dass

- die Mischvarianten 75:25 und 50:50 in vielen die Morphologie beschreibenden Parametern am besten abschneiden.
- mit steigendem Ammonium- und sinkendem Wasserangebot zwar ein Rückgang in der Trockenmasse und dem Fruchtansatz gefunden werden kann, aber selbst in der 0:100-Variante keine Wachstumsdepressionen auftreten.

- durch die Anpassung der Nährlösung an den Bedarf der Pflanze ein Überangebot von Ammonium vermieden wird, durch die Zugabe eines Puffers einem induzierten Nährstoffmangel entgegengewirkt werden kann.
- die Biomassenallokation sich mit steigender Ammoniumernährung und sinkendem Wasserangebot zugunsten der Wurzel verschiebt, sich somit an eine Wassermangelsituation adaptiert.
- zwar eine geringere Wasseraufnahmerate sowohl unter Ammoniumangebot als auch bei mildem Wasserstress ermittelt wurde, jedoch dafür eine höhere Wassernutzungseffizienz. Grund kann zum einen eine ausreichende Kaliumversorgung, zum anderen ein geringerer Verbrauch von Photonen und Wasser pro C bei der Assimilation sein.
- der kumulative Wasserverbrauch, wie auch die Transpirationsrate mit steigendem Ammonium- und verringertem Wasserangebot in Korrelation zur Biomassenproduktion sinkt.
- der Wassergehalt des Blattes sich nicht gemäß einer Adaption an eine veränderte Transpirationsrate unter Wassermangel ändert und mit der spezifischen Blattfläche korreliert, da beide Faktoren nur bedingt vom Wasserangebot beeinflusst werden.
- die Zuckergehalte in der Frucht mit steigendem Ammonium- und sinkendem Wasserangebot zunehmen, begründet durch eine erhöhte Translokationsrate.
- die Citrat- und Oxalatgehalte entgegen den Literaturbefunden unter geringem Wasserangebot nicht erhöht sind.

Damit stellen sich folgende Fragen:

- Welche Rolle spielt das Begleitung (Cl^- versus SO_4^{2-}) zu Ammonium und welche Auswirkungen hat es auf das Pflanzenwachstum?
- Hat die N-Form, v.a. bezüglich des Begleitones (Cl^- versus SO_4^{2-}), einen Einfluss auf die den Wasserhaushalt der Pflanze bestimmenden Faktoren, wie Osmolytgehalt, relativer Wassergehalt, Wassergehalt der einzelnen Pflanzengewebe?
- Reduziert eine Ammoniumernährung die Wasseraufnahme und wenn ja, warum und welche Auswirkungen hat dies?

- Wird je nach Begleitung das Ammonium in unterschiedlicher Höhe aufgenommen und transportiert? Welchen Einfluss hat das Begleitung hierbei auf die Zusammensetzung der im Gewebe und im Xylemsaft gefundenen Ionen?

Anhand der folgenden Versuche sollen mögliche Antworten gefunden und diskutiert werden.

3 Einfluss der N-Form und des Begleitings zu Ammonium in Abhängigkeit vom Wasserangebot auf die Inhaltsstoffe und den Wasserhaushalt der Tomatenpflanze

3.1 Einleitung

Nitrat ist nicht nur als Speicherform, sondern auch als Osmolyt für den Wasserhaushalt wichtig (BLOM-ZANDSTRA UND LAMPE, 1985; MCINTYRE, 1997), um das osmotische Gleichgewicht aufrecht zu erhalten (STEINGRÖVER, 1986). Weiter ist es verantwortlich für den Zell-Turgor als Voraussetzung für Zell- und Blatt-Expansion (MCINTYRE, 1997).

Bei einer Ammoniumernährung besteht die Gefahr einer Versauerung der Rhizosphäre, wie auch einer toxisch hohen Anreicherung von Ammonium im Pflanzengewebe (KIRKBY UND HUGHES, 1970) oder einer beeinträchtigten Proteinsynthese und daraus folgender Wachstums hemmung (ALLEN UND SMITH, 1986) v.a. bei hohen Angebotskonzentrationen.

Ziel der Versuche war es nicht, toxische Symptome zu erreichen, sondern die Konzentration der Nährlösung so zu wählen, dass die Pflanze eine optimale Versorgung erhält und die Summe von Chlorid und Nitrat stets 10 mM beträgt.

Wie im letzten Versuch festgestellt wurde, führte deshalb ein alleiniges Ammoniumangebot entgegen vielen Literaturquellen (MAGALHAES UND WILCOX., 1983A,B; GERENDÁS ET AL., 1997; GUO, 2001) nicht zu Toxizitätssymptomen und Wachstumsdepressionen. Ein Mischangebot aus $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$ von 75:25 und 50:50 gegenüber alleiniger Nitrat- oder Ammoniumernährung erzielte das größte Wachstum.

Inhalt dieses Kapitels sind zwei Versuche:

Ein erster Versuch (A) konzentriert sich auf verschiedene $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$ Mischungsverhältnisse ($\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$ von 100:0, 75:25 und 0:100) und die Rolle des Begleitings zu Ammonium (Cl^- versus SO_4^{2-}) in Abhängigkeit des Wasserversorgungszustandes (normales und niedriges Wasserangebot). Mit dieser Konstellation soll untersucht werden, ob das Begleitung zu Ammonium ausschlaggebender Faktor für die gute Entwicklung der mit Ammonium versehenen Tomatenpflanzen ist. Es werden v.a. die agronomischen Parameter der Jugendentwicklung ermittelt. Ein weiteres Augenmerk

gilt noch den beiden Wasserangebotsstufen, die eine Ammoniumernährung anders zu beeinflussen scheinen als eine Nitraternährung (2. Kapitel).

Im zweiten Versuch (B) wird der Focus mehr auf die Rolle des Begleitons (Cl^- versus SO_4^{2-}) im Vergleich zur Kontrolle NO_3^- (100:0) bezüglich der Nährstoffaufnahme und der Parameter des Wasserhaushaltes zur Jugendentwicklung (Ernte 1) und zum Fruchtansatz (Ernte 2) gelegt. Hierbei soll im Detail geklärt werden, welche Auswirkungen dem Begleitung zugeschrieben werden können.

Ein Überangebot an Chlorid führt zur Chloridtoxizität (XU ET AL., 2000), v.a. bei chlorid-sensitiven Pflanzen wie Wein (DOWNTON, 1985), Tabak (LI ET AL., 1994) und Tomaten (KAFKAFI ET AL., 1982). Chlorid ist ein essentieller Mikronährstoff, der als Osmotikum das Nitrat zu großem Teil ersetzen kann (CEREZO ET AL., 1997; WALCH-LIU ET AL., 2000), die Qualität der Tomatenfrucht erhöht und eine wichtige Funktion im Photosystem II übernimmt (XU ET AL., 2000).

Sulfat im Gegensatz zu Chlorid wird schwerer aufgenommen, meist in den Blättern reduziert und in den Aminosäuren Methionin und Cystein sowie in S-haltigen sekundären Pflanzenstoffen und Sulfolipiden eingebaut und gelagert (MARSCHNER, 1995). Inwieweit die Aufnahme von Ammonium von dem Begleitung (Cl^- versus SO_4^{2-}) beeinflusst wird, welche Auswirkung in Abhängigkeit von N-Form und dem Begleitung die Verlagerung der Ionen innerhalb der Tomatenpflanze hat und in welchen Gewebeteilen das Begleitung auf die Physiologie der Tomatenpflanze Einfluss nimmt, soll in Versuch B geklärt werden.

3.2 Material und Methoden

3.2.1 Pflanzenanzucht und Nährlösungszusammensetzung

Beide Versuche (Versuch A mit 32 Pflanzen, Versuch B mit 36 Pflanzen) wurden in Anzucht und Nährlösungszusammensetzung weitestgehend dem vorherigen Versuch angepasst. Die Tomatensamen der Sorte "Daniella" wurden für 11 Tage in 0,5 mM CaSO_4 -Lösung vorgequollen und anschließend in mit Perlit gefüllten Anzuchtbehältern für 25 Tage mit einer 5 mM konzentrierten NO_3^- -Anzucht-Nährlösung (Kapitel 2.1.1) kultiviert. Nach der Anzucht wurden die Pflanzen in 5 l Eimer überführt, die für den Abfluss des überschüssigen Wassers mit einem Loch an der Wand in der Nähe des Bodens versehen waren. Die Eimer waren mit Perlit gefüllt, die Oberfläche zum Schutz vor Evaporationsverlusten mit einer schwarzen, leicht durchlöchernten Gartenbaufolie versehen. Mit einem Infusionssystem auf halber Eimerhöhe und einem Trichter an der Oberfläche wurde das Substrat gleichmäßig bewässert. Gegossen wurde mit folgenden $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$ -Verhältnissen:

In Versuch A:

100:0 (Kontrolle), 75:25 und 0:100 (NH_4^+ m. Cl^- und NH_4^+ o. Cl^-).

In Versuch B:

100:0 (Kontrolle), 0:100 (NH_4^+ m. Cl^- und NH_4^+ o. Cl^-).

Die Nährlösung der 0:100-Variante wurde mit 200 g, die der 75:25-Variante des Versuches A mit dementsprechend 50 g CaCO_3 gepuffert. Eine Zugabe von Chlorid zu Ammonium bewirkte ein erhöhtes Chloridangebot in dieser Nährlösung, Sulfat war auch in dieser Behandlung mit einem Minimum von 5 mM vertreten (Tabelle 3-1). Im Folgenden ist entweder von den beiden Begleitungen Cl^- und SO_4^{2-} zu NH_4^+ oder, von einem NH_4^+ -Angebot mit oder ohne Cl^- -Zugabe die Rede (NH_4^+ m. Cl^- und NH_4^+ o. Cl^-).

Die Nährlösungskonzentration betrug 10 mM N (VOOGT, 1993) gemäß der Regel, dass Nitrat und Chlorid konstant 10 mM ergaben, und ist im Detail wie auch die Zugabe der Mikronährstoffe und des Nitrifikationshemmers DMPP (ENTEC; BASF) dem

Kapitel 2.2.1 zu entnehmen. Es existierte für alle Stickstoffbehandlungen eine normale Wasserverfügbarkeit von 90% der Feldkapazität (W2) und in Versuch A zusätzlich von 60% (milder Wasserstress, W1). Die beiden Wasserbehandlungen starteten zehn Tage nach Einführung der NO_3^- - bzw. NH_4^+ -Formen.

Tabelle 3-1: Zusammensetzung der Makronährstoffe der vier verschiedenen Stickstoffbehandlungen. Für das hohe Wasserangebot (W2) und den milden Wasserstress (W1) gelten die gleichen Nährstoffkonzentrationen.

SALZE	$\text{NO}_3:\text{NH}_4$ Verhältnisse in mM			
	100:0	75:25	NH_4^+ m. Cl^-	NH_4^+ o. Cl^-
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	3	2,625	0	0
KNO_3	4	2,25	0	0
MgSO_4	1,3	1,3	1,3	1,3
K_2SO_4	0	0,875	2	2
KH_2PO_4	1,25	1,25	1,25	1,25
CaCl_2	0	0	1,5	0
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	0	0	1,5	5
NH_4Cl	0	2,5	7	0
CaSO_4	0	0	1,5	1,25
Summe $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$	10	10	10	10
Summe $\text{NO}_3^- + \text{Cl}^-$	10	10	10	0

3.2.2 Versuchsbedingungen

Beide Versuche wurden unter halbkontrollierten Bedingungen im Gewächshaus durchgeführt. Versuch A fand von Mai bis Juli 2001, Versuch B von Dezember 2001 bis März 2002 statt. Die Bedingungen im Gewächshaus entsprachen denen des letzten Versuches.

Durch die unterschiedlichen Versuchsfragen wurden in Versuch A vier N-Formen angewandt und zwei Wasserstufen bei einem Erntetermin.

In Versuch B dagegen gab es drei N-Formen, eine Wasserstufe und zwei Erntetermine.

Alle Pflanzen der beiden Versuche wurden individuell betreut und ständig randomisiert. Täglich wurden die Pflanzen gewogen und anhand der verbrauchten Wassermenge gemäß ihres Wasserversorgungszustandes (W2 oder W1 in Versuch A) gegossen.

3.2.3 Probenahme und Schlussernte

Bei Versuch A fand die Ernte mit beginnendem Fruchtansatz (T1, 38 TNBS), bei Versuch B die erste Ernte (T1) zur Mitte des Fruchtansatzes (50 TNBS) und die zweite (T2) mit Reifung der Tomatenfrucht (64 TNBS) statt. Somit lassen alle drei Erntetermine zusammen die Entwicklungsstufen der Tomatenpflanze verfolgen. Die Ernten wurden weitestgehend wie in Kapitel 2.2.3 beschrieben durchgeführt, mit dem Unterschied, dass Blätter und Stängel jeweils in oberen und unteren Teil getrennt geerntet wurden (Blatt-TM ob, Blatt-TM un, Stängel-TM ob, Stängel-TM un).

3.2.4 Bestimmung von Chlorophyllgehalten und SPAD-Werten am Blatt

Gesonderte Blattproben an Blattposition 8/ 9 wurden auch in diesen Versuchen genommen, um Frischmasse, Blattfläche (Blattflächenscanner, 100 Minolta, L MAN-AM), spezifische Blattfläche, SPAD-Werte (Chlorophyllmeter, SPAD-502, Minolta) und Chlorophyllgehalte nach der in Kapitel 2.2.5 beschriebenen Methode (BRUINSMA, 1963) zu ermitteln.

3.2.5 Bestimmung von Nitrat und Ammonium im Perkolat und Nitrat am Pflanzenextrakt

Nitrat konnte im Heisswasserextrakt ermittelt werden, wobei Nitrat im Pflanzenextrakt und beide N-Formen in Perkolatproben am Autoanalyser (AAll, Bran+Lübbe, Norderstedt, Deutschland) nach der in Kapitel 2.2.7 beschriebenen Methode bestimmt wurden.

3.2.6 Bestimmung von Osmolyten in Blatt und Petiole

Für Versuch A wurden Osmolytgehalte nur an Extraktionen von der Blattposition 8 (38 TNBS) aus dem Heisswasserextrakt gemessen, während für Versuch B sowohl frischer Presssaft aus Blatt und Petiole als auch zum Vergleich Blatt- bzw. Petiolproben aus dem Heisswasserextrakt zur Messung des Osmolytgehaltes am Osmomat dienten (Kapitel 2.2.8).

Hierbei wurden zu zwei Probeterminen Pflanzen mit phänologisch gleichen Blättern herangezogen, so dass bei dem ersten Probetermin (44 TNBS) für den Osmolytgehalt Blattscheiben und Petiolen der Blattposition 5/ 6, bei dem zweiten Termin (63 TNBS) die der Blattposition 9 genommen wurden. Um einen Vergleich der beiden Verfahren zu ermöglichen, wurden die aus der Trockenmasse bestimmten Osmolytgehalte kalkulatorisch über den Wassergehalt des Gewebes ermittelt nach:

Osmolytgehalt (mmol L^{-1}) =

$[\text{Osmolytgehalt der TM (mosmol g}^{-1} \text{ TM)} / \text{WG (g g}^{-1} \text{ TM)}] \times 1000$

3.2.7 Bestimmung des relativen Wassergehaltes von Blattproben

Zusätzlich wurden bei Versuch B an zwei Terminen (31 TNBS und 50 TNBS) ausgestanzte Blattproben phänologisch vergleichbarer Blattpositionen (4 bzw. 6) in eine Aufsättigungskammer gegeben, um den Wassersättigungspunkt und damit den relativen Wassergehalt (RWG) nach der in VON WILLERT ET AL. (1995) beschriebenen Methode zu bestimmen.

Eine saugfähige Unterlage mit bereits ausgestanzten Löchern für die Blattschablonen wurde in einem Glasbehälter mit Deckelschluss bis zur Wassersättigung angefeuchtet. Die ausgestanzten Blattschablonen wurden vorsichtig mit einer Pinzette in die vorgesehenen Freiräume gegeben und bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von nahezu 100%, einem Lichtangebot von $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und einer Temperatur von 20°C für mehrere Stunden aufbewahrt. Alle 30 min. wurden die Blattschablonen vorsichtig auf der Analysewaage gewogen, um durch den Gewichtsverlauf den Punkt der absoluten Sättigung feststellen zu können. Dies wurde mit mehrmaligen Wieder-

holungen für alle Behandlungen durchgeführt. Der relative Wassergehalt wurde nach folgender Formel errechnet:

$$\text{RWG} = \text{aktueller WG} / \text{Sättigungs-WG} = (\text{FM} - \text{TM}) / (\text{FM}_{\text{ges}} - \text{TM})$$

3.2.8 Bestimmung anorganischer und organischer Anionen im Blattgewebe

Von den Anionen wurden in beiden Versuchen Chlorid, Nitrat, Sulfat, Phosphat, Oxalat, Malat und Citrat an dem Ionenaustauschchromatograph (IC) nach dem im Kapitel 2.2.9 beschriebenen Verfahren bestimmt.

Während diese Analyse in Versuch A an den Blattproben der 8. Blattposition stattfand, wurden bei Versuch B die Blätter und Petiolen beprobt, die auch für den Presssaft herangezogen wurden. Zusätzlich wurden die Anionengehalte in den Stängeln und Wurzeln der ersten und zweiten Ernte gemessen. Die Summe der Anionen wurde anhand der Ladungen der einzelnen Anionen errechnet nach:

$$\begin{aligned} &\text{Nitrat} + \text{Chlorid} + 2 \times \text{Sulfat} + \text{Phosphat} + 1,8 \times \text{Malat} \\ &+ 2 \times \text{Oxalat} + 2 \times \text{Citrat} = \text{Anionensumme } (\mu\text{val g}^{-1} \text{ TM}) \end{aligned}$$

3.2.9 Untersuchungen am Perkolat

Zu zwei Terminen bei Versuch A (23.06.01 und 07.07.01) und drei bei Versuch B (02.02.02, 23.02.02 und 09.03.02) wurde bei allen Pflanzen mit hohem Wasserniveau Perkolat gewonnen und auf elektrische Leitfähigkeit (EC) und pH-Wert überprüft. Das Verfahren für die Bestimmung ist Kapitel 2.2.6 zu entnehmen.

3.2.10 Auswertung

Die Daten wurden mit Excel ausgewertet, statistische Signifikanzen und Interaktionen mit dem Programm SAS erfasst (SAS Institute Inc., Cary, NC 27512-80000, USA, Release, 2001). Das genaue Testverfahren ist in Kapitel 2.2.12 beschrieben.

3.3 Ergebnisse

3.3.1 Morphologische Effekte der N-Form und des Begleitings

Wie deutlich in Abbildung 3-1 bei Versuch A zu sehen ist, sind die Trockenmassen unter Nitratzugabe am höchsten. Vor allem die Blatt- und Stängeltrockenmassen zeigen signifikante Unterschiede in den Behandlungen.

Bei einer Ammoniumernährung erweist sich eine Chloridzugabe als negativ für das Wachstum.

Innerhalb der beiden Wasserangebote sind die gleichen Unterschiede in der N-Form zu erkennen. Ein milder Wasserstress bewirkt eine geringere Trockenmassenproduktion.

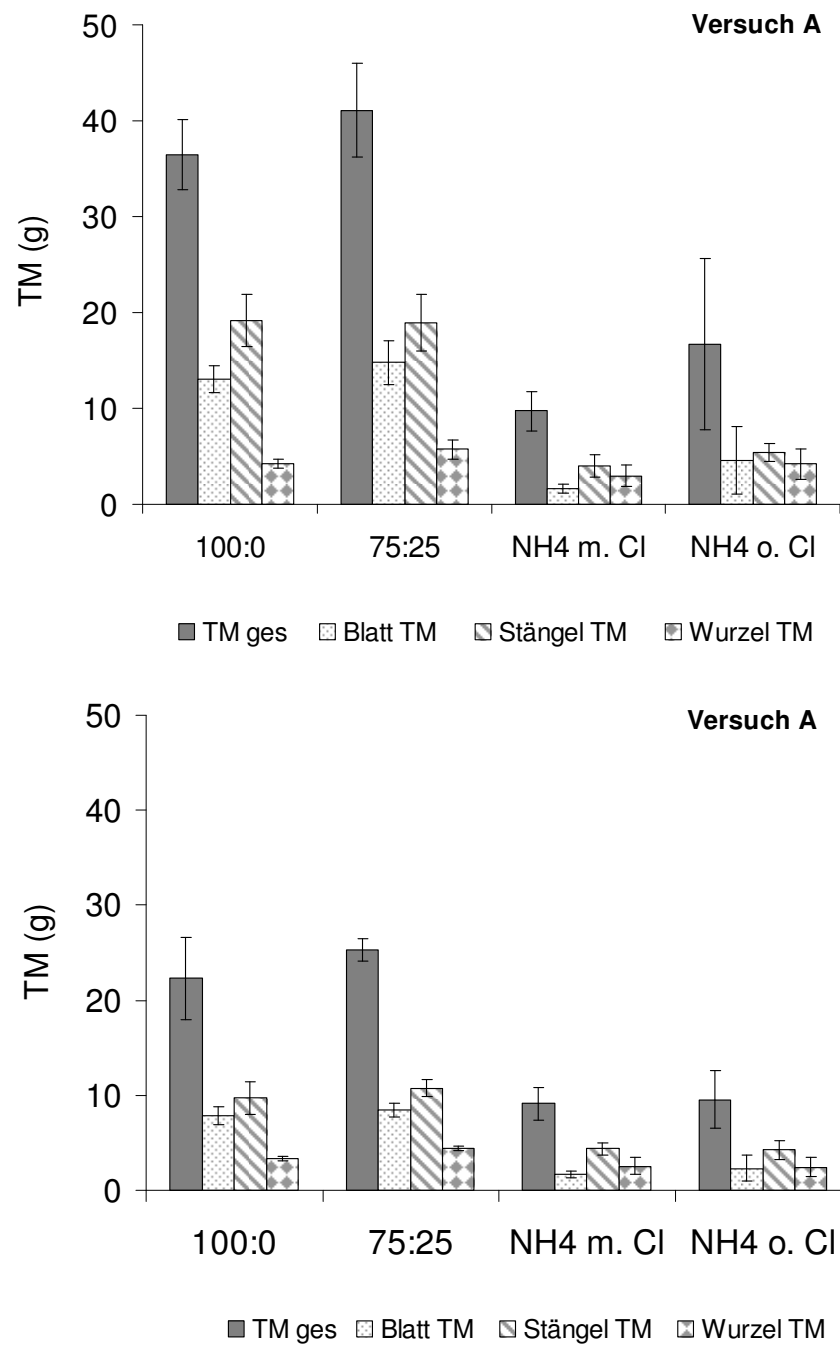


Abbildung 3-1: Einfluss der N-Form und des Begleitons auf das Wachstum der Tomatenpflanze in Versuch A unter normalem Wasserangebot (W2, oben) und mildem Wasserstress (W1, unten). Mittelwerte ($n = 4$) \pm SD.

In Versuch B zeigen alle Trockenmassen hoch signifikante Unterschiede in den Behandlungen zu beiden Ernteterminen (T1, 50 TNBS und T2, 64 TNBS), wobei das erhöhte Wachstum der NO_3^- - und NH_4^+ o. Cl^- -Varianten sichtbar ist (Abbildung 3-2).

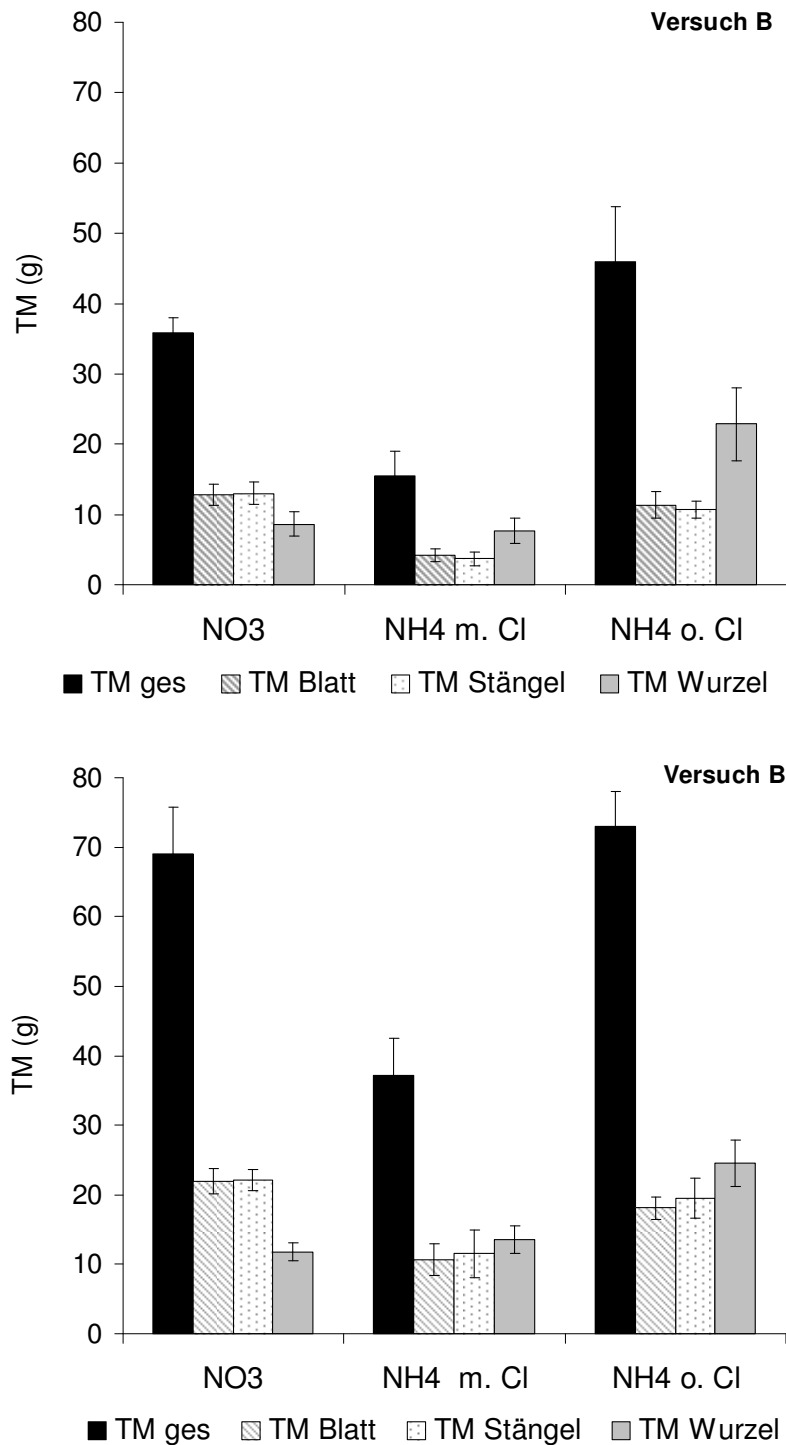


Abbildung 3-2: Einfluss der N-Form und des Begleitons auf das Wachstum der Tomatenpflanze in Versuch B zur ersten (T1, 50 TNBS, oben) und zweiten Ernte (T2, 64 TNBS, unten). Mittelwerte ($n = 6$) \pm SD.

Wie in Versuch A investiert die Tomatenpflanze auch in Versuch B bei Nitraternährung hauptsächlich in Blatt und Stängel, während in beiden NH_4^+ -Formen die Wurzeltrockenmasse überwiegt. Vor allem zur ersten Ernte ist die Wurzeltrockenmasse im Vergleich zur Blatt- und Stängeltrockenmasse in beiden Ammonium enthaltenden Varianten sehr hoch, was sich bei der zweiten Ernte relativiert. Das Begleitung zu Ammonium hatte auf den Wurzelanteil keinen signifikanten Einfluss (Abbildung 3-3).

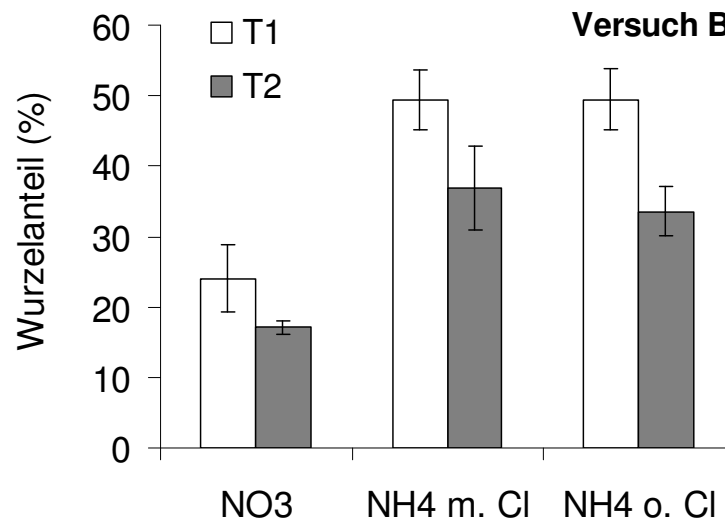


Abbildung 3-3: Einfluss der N-Form und des Begleitons auf den Wurzelanteil zur ersten (T1, 50 TNBS) und zweiten Ernte (T2, 68 TNBS). Mittelwerte ($n = 6$) \pm SD.

Nähere morphologische Messungen am Blatt zeigen, dass die Nitrat enthaltenden Varianten in Versuch A deutlich höhere Blattflächen aufweisen (Tabelle 3-2), von einem niedrigen Wasserangebot aber stärker negativ beeinflusst werden als die beiden NH_4^+ -Varianten. Auffallend ist die hohe Standardabweichung der Blattflächen in der NH_4^+ o. Cl^- -Variante unter normalem Wasserangebot. Die spezifische Blattfläche zeigt nur bezüglich des Wasserangebotes signifikante Unterschiede, innerhalb dieser bleibt sie jedoch von der N-Form unbeeinflusst.

In Versuch B weist die Kontrolle die höchste Blattfläche auf (Tabelle 3-3). Mit fortschreitendem Vegetationsverlauf vergrößert sich die Blattfläche bei einer Zugabe von Chlorid zu Ammonium zwar um das 2,5 fache, bleibt aber niedriger als die der beiden anderen Varianten.

Kein signifikanter Einfluss der N-Form auf die spezifische Blattfläche war zum ersten Erntetermin zu erkennen, jedoch zum zweiten, an dem die NH_4^+ m. Cl^- -Variante eine deutlich größere spezifische Blattfläche aufweist.

Tabelle 3-2: Einfluss der N-Form und des Begleitons auf die Blattfläche unten und oben (BF un und BF ob) und die spezifische Blattfläche (SBF) des Versuches A zur Ernte (38 TNBS) unter normalem (W2) und geringem Wasserangebot (W1). Mittelwerte ($n = 4$) \pm SD.

Versuch A	W1				W2			
	100:0	75:25	NH ₄ ⁺ m. Cl ⁻	NH ₄ ⁺ o. Cl ⁻	100:0	75:25	NH ₄ ⁺ m. Cl ⁻	NH ₄ ⁺ o. Cl ⁻
BF un (cm ²)	669,5 \pm 118,2	663,1 \pm 83,68	133,2 \pm 40,4	173,3 \pm 95,6	997,9 \pm 221,9	1036,7 \pm 384,1	105,7 \pm 60,4	300,7 \pm 196,1
BF ob (cm ²)	1223,9 \pm 130,9	1561,3 \pm 275,4	277,7 \pm 69,2	416,2 \pm 275,4	2080,8 \pm 380,1	2353,5 \pm 222,9	227,4 \pm 72,2	750,5 \pm 611,2
SBF (m ² kg ⁻¹)	24,30 \pm 1,58	26,46 \pm 3,12	24,06 \pm 2,18	25,33 \pm 0,99	22,64 \pm 1,06	22,99 \pm 0,64	22,60 \pm 1,37	22,73 \pm 1,20

Tabelle 3-3: Einfluss der N-Form und des Begleitons auf die Blattfläche (BF) und die spezifische Blattfläche (SBF) des Versuches B zur ersten (T1, 50 TNBS) und zweiten Ernte (T2, 64 TNBS). Mittelwerte ($n = 6$) \pm SD.

Versuch B	T1			T2		
	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺ m. Cl ⁻	NH ₄ ⁺ o. Cl ⁻	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺ m. Cl ⁻	NH ₄ ⁺ o. Cl ⁻
BF un (cm ²)	1876,4 \pm 207,7	431,3 \pm 170,3	1301,0 \pm 221,4	3413,1 \pm 414,8	1444,3 \pm 404,4	2337,4 \pm 363,2
BF ob (cm ²)	1275,4 \pm 154,1	512,3 \pm 77,7	1326,7 \pm 227,6	1940,1 \pm 146,1	1249,2 \pm 200,7	1792,5 \pm 288,8
SBF (m ² kg ⁻¹)	26,58 \pm 2,43	24,40 \pm 1,01	25,24 \pm 1,63	26,49 \pm 0,85	28,48 \pm 1,46	25,44 \pm 0,88

Unterschiede auf der Blattebene bezüglich der N-Form und des Wasserangebotes zeigen sich in Versuch A auch in den Chlorophyllgehalten und SPAD-Werten. Wie aus Abbildung 3-4 zu erkennen ist, korrelieren die gesamten Chlorophyllgehalte mit den SPAD-Werten.

Das Chlorophyll a/b-Verhältnis wurde von der N-Form unter normalem Wasserangebot nicht beeinflusst (Tabelle 3-4). Unter geringem Wasserangebot sind höhere Werte in den mit Ammonium behandelten Pflanzen zu erkennen. Während sich die Chlorophyllgehalte mit sinkendem Wasserangebot in den beiden NH₄⁺-Varianten erhöhen, bleiben sie in der 75:25-Variante unbeeinflusst und sinken in der 100:0-Variante. Die SPAD-Werte weisen die gleiche Tendenz auf.

Deutlich lassen die NH_4^+ m. Cl^- -ernährten Pflanzen bei gleichen Chlorophyllwerten geringere SPAD-Werte erkennen (Abbildung 3-4).

Tabelle 3-4: Einfluss der N-Form und des Begleitings auf die Chlorophyllgehalte (Chl. ges), das Verhältnis von Chlorophyll a/b und die SPAD-Werte des Versuches A unter normalem (W2) und niedrigem (W1) Wasserangebot. Mittelwerte ($n = 4$) \pm SD.

	W2				W1			
	100:0	75:25	NH_4^+ m. Cl^-	NH_4^+ o. Cl^-	100:0	75:25	NH_4^+ m. Cl^-	NH_4^+ o. Cl^-
Chl. ges (g m^{-2})	0.57 ± 0.14	0.33 ± 0.18	0.20 ± 0.14	0.47 ± 0.15	0.35 ± 0.16	0.35 ± 0.14	0.46 ± 0.22	0.60 ± 0.05
Chl. a/b	3,69 $\pm 0,23$	3,68 $\pm 0,24$	3,88 $\pm 0,38$	3,99 $\pm 0,76$	3,56 $\pm 0,76$	4,42 $\pm 0,48$	5,04 $\pm 0,62$	5,18 $\pm 0,10$
SPAD	58	40	35	40	44	42	44	50

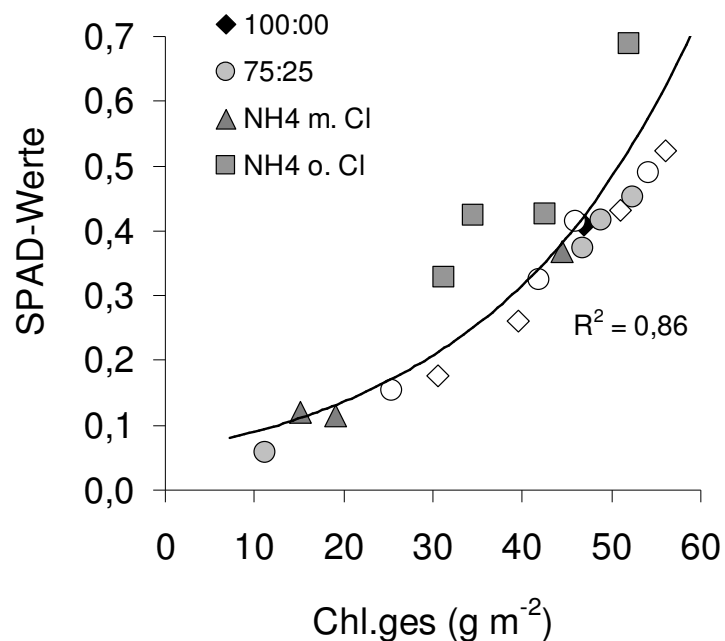


Abbildung 3-4: Einfluss der N-Form und des Begleitings auf die Korrelation zwischen SPAD-Werten und Chlorophyllgehalten (Chl. ges.) unter normalem (W2) und geringem Wasserangebot (W1). Mittelwerte ($n = 4$) \pm SD sind in der Tabelle aufgeführt. Dargestellt sind alle Wiederholungen in den jeweiligen Behandlungen. Die ausgefüllten Symbole stellen das normale, die leeren das eingeschränkte Wasserangebot dar.

3.3.2 Einfluss der N-Form und des Begleitons auf die Ionenbilanz

Bevor auf die in beiden Versuchen ermittelten Anionen näher eingegangen wird, soll noch kurz die elektrische Leitfähigkeit (EC) und der pH dargestellt werden.

Mit zunehmender Ammoniumkonzentration in der Nährlösung wird mit steigender Menge an CaCO_3 gepuffert (Kapitel 3.2), so dass dadurch erfolgreich der pH im leicht sauren bis neutralen Bereich (6,1 – 7,5) gehalten werden kann (Tabelle 3-5). In Versuch B geht ein leichter pH-Anstieg in den mit Ammonium versehenen Pflanzen einher mit einer erhöhten elektrischen Leitfähigkeit, die sich zu allen drei Probe-terminen messen lässt. Innerhalb der beiden NH_4^+ -Varianten zeigt sich ein höherer Salzgehalt bei einer Zugabe von Chlorid als Begleitung (Tabelle 3-5). Die EC-Werte bleiben im Bereich von 1,7 - 3,0 mS cm^{-1} und liegen zur zweiten Ernte in den beiden NH_4^+ -Varianten bei 4,0 (NH_4^+ o. Cl^-) und 4,9 (NH_4^+ m. Cl^-).

Die Nährlösung an sich weist einen pH von 4,9 (NO_3^-), 5,26 (NH_4^+ m. Cl^-) und 5,2 (NH_4^+ o. Cl^-), sowie einen EC von 1,55 (NO_3^-), 2,39 (NH_4^+ m. Cl^-) und 2,17 (NH_4^+ o. Cl^-) auf.

Tabelle 3-5: PH- und EC-Werte der drei Behandlungen (NO_3^- , NH_4^+ m. Cl^- und NH_4^+ o. Cl^-) zu drei Messterminen: vor T1, zu T1 und zu T2 im Abstand von 3 Wochen. Mittelwerte ($n = 8$) \pm SD zu den ersten beiden Messterminen und Mittelwerte ($n = 4$) \pm SD zum letzten Messtermin.

Versuch B	pH und EC (mS cm^{-1})					
	02. Feb		23. Feb		09. März	
	pH	EC	pH	EC	pH	EC
NO_3^-	6,13 \pm 0,24	1,66 \pm 0,14	6,34 \pm 0,31	1,68 \pm 0,08	6,40 \pm 0,16	1,79 \pm 0,08
NH_4^+ m. Cl^-	7,35 \pm 0,06	2,65 \pm 0,22	7,02 \pm 0,28	3,05 \pm 0,51	7,16 \pm 0,16	4,86 \pm 1,59
NH_4^+ o. Cl^-	7,49 \pm 0,12	2,27 \pm 0,12	7,30 \pm 0,15	2,93 \pm 0,26	7,24 \pm 0,12	3,95 \pm 0,54

Tabelle 3-6: NH_4^+ -N-Konzentration der Nährlösung und des Perkolates der drei Behandlungen (NO_3^- , NH_4^+ m. Cl^- und NH_4^+ o. Cl^-) des Versuches B. Gemessen wurde zu drei Messterminen: vor T1, zu T1 und zu T2 im Abstand von 3 Wochen. Mittelwerte ($n = 8$) \pm SD zu den ersten beiden Messterminen und Mittelwerte ($n = 4$) \pm SD zum letzten Messtermin.

Versuch B	NL erwartet	$\text{NH}_4\text{-N im Perkolat (mg l}^{-1}\text{)}$		
		02. Feb	23. Feb	09. März
NO_3^-	0	$0,13 \pm 0,13$	$0,28 \pm 0,14$	$0,1 \pm 0,02$
NH_4^+ m. Cl^-	140	$167,0 \pm 22,76$	$144,5 \pm 20,61$	$92,6 \pm 14,64$
NH_4^+ o. Cl^-	140	$121,1 \pm 12,34$	$134,1 \pm 21,16$	$110,3 \pm 66,47$

Anhand des verbleibenden Ammoniums im Perkolat kann eine ausreichende Ammoniumversorgung gewährleistet werden. Die NH_4^+ -N-Gehalte im Perkolat (Tabelle 3-6) zeigen, dass bei Sulfat als Begleitung 32% des angebotenen NH_4^+ -N bis zur zweiten Ernte in der Nährlösung aufgenommen wird. Bei Chlorid als Begleitung sind es 34%, so dass von keiner Beeinträchtigung der Ammoniumaufnahme bei Sulfatzugabe ausgegangen werden kann.

In beiden Versuchen wurden die Anionen ermittelt. Während bei Versuch A nur die Anionen des Blattgewebes der Blattposition 8 zur Verfügung standen, wurden bei Versuch B die beiden Stängelteile, die Petiole, das Blatt und die Wurzeln auf Anionen untersucht, um eine Aussage über die Ionenaufnahme treffen zu können.

In Versuch A fiel auf, dass unter geringem Wasserangebot mehr Anionen in den mit Ammonium versehenen Varianten in den Blättern gefunden wurden als unter normalem, was auf einen Verdünnungseffekt zurückgeführt werden kann (Abbildung 3-5).

Im Allgemeinen zeigen die Nitrat enthaltenden Varianten eine signifikant höhere Anionensumme als die beiden Ammonium enthaltenden, jedoch sind innerhalb der beiden Ammoniumvarianten keine signifikanten Wassereffekte sichtbar.

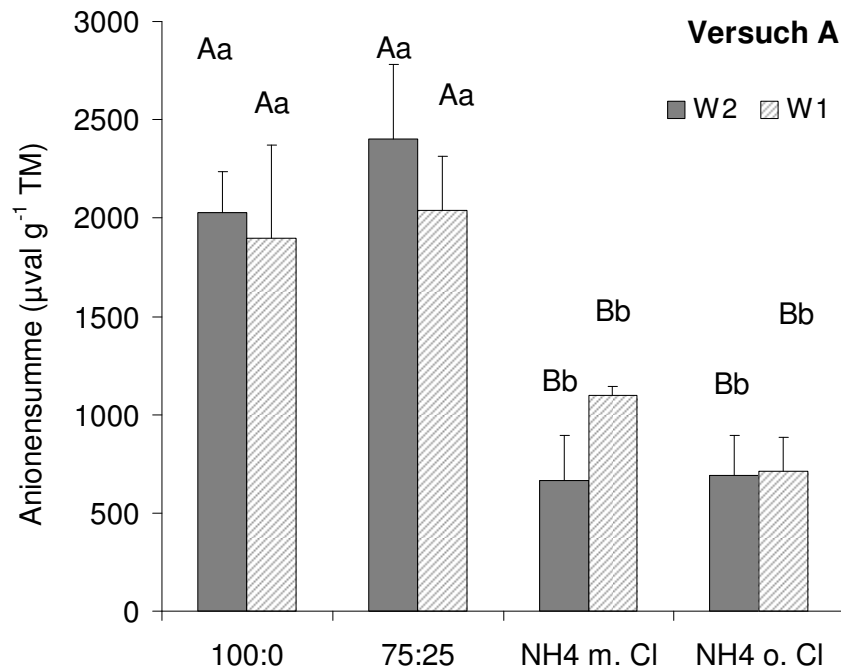


Abbildung 3-5: Einfluss der N-Form und des Begleitons auf die Anionensumme, gemessen an den Blattproben der 8. Blattposition zum Erntetermin (38 TNBS). Dunkel dargestellt sind die Säulen der normalen Wasserbehandlung (W2), hell schraffiert die der niedrigen (W1). Mittelwerte ($n = 4$) \pm SE SQRT.

Bei der Zusammensetzung der Anionensumme des Versuches A fallen die hohen Chloridgehalte der Mischvariante 75:25 auf, die unter normalem Wasserangebot höher bzw. unter mildem Wasserstress genauso hoch sind wie in der NH_4^+ m. Cl^- -Variante (Tabelle 3-7).

Sulfat war selbst in der NH_4^+ o. Cl^- -Variante in geringeren Mengen zu finden als in den beiden NO_3^- -Varianten. Bei mildem Wasserstress waren die Gehalte an den beiden Säuren Malat und Oxalat in den beiden NH_4^+ -Varianten höher als in den mit Nitrat versehenen. Bei einem normalen Wasserangebot waren die Unterschiede nur noch in der 75:25-Variante vorhanden.

Tabelle 3-7: Einfluss der N-Form und des Begleitons auf die Nährstoffgehalte der Blattproben der 8. Blattposition des Versuches A. Dargestellt sind die Anionen unter normalem (W2) und niedrigem Wasserangebot (W1). Mittelwerte ($n = 4$) \pm SD.

W2	Nährstoffe in $\mu\text{mol g}^{-1}$ TM					
	Nitrat	Chlorid	Sulfat	Malat	Oxalat	Anionen-summe
100:0	318,23 $\pm 90,75$	29,41 $\pm 7,85$	599,04 $\pm 35,82$	50,65 $\pm 5,82$	5,47 $\pm 0,54$	2030,14 $\pm 204,79$
75:25	173,48 $\pm 107,02$	342,61 $\pm 15,10$	817,12 $\pm 119,80$	34,73 $\pm 4,96$	4,47 $\pm 0,83$	2401,57 $\pm 381,74$
NH_4^+ m. Cl^-	5,98 $\pm 0,94$	230,26 $\pm 61,19$	81,07 $\pm 32,45$	49,87 $\pm 25,51$	5,41 $\pm 1,84$	662,94 $\pm 231,52$
NH_4^+ o. Cl^-	5,83 $\pm 0,41$	14,95 $\pm 5,01$	209,65 $\pm 69,04$	60,28 $\pm 24,82$	7,74 $\pm 1,56$	692,49 $\pm 199,39$
W1						
100:0	301,10 $\pm 98,48$	89,84 $\pm 123,39$	517,03 $\pm 147,22$	45,35 $\pm 7,95$	5,20 $\pm 0,50$	1898,12 $\pm 471,29$
75:25	204,36 $\pm 42,30$	439,74 $\pm 52,10$	556,08 $\pm 129,83$	37,77 $\pm 3,83$	6,09 $\pm 1,19$	2038,06 $\pm 274,88$
NH_4^+ m. Cl^-	11,07 $\pm 7,42$	445,90 $\pm 110,25$	167,29 $\pm 53,89$	65,55 $\pm 20,93$	7,29 $\pm 0,48$	1098,12 $\pm 45,34$
NH_4^+ o. Cl^-	7,50 $\pm 0,65$	46,26 $\pm 14,84$	196,39 $\pm 80,77$	57,93 $\pm 8,65$	7,63 $\pm 0,73$	712,35 $\pm 169,72$

In Versuch B kann anhand der detaillierteren Probenahme zu beiden Ernteterminen festgestellt werden, dass ein Großteil des Nitrats in der NO_3^- -Variante und des Chlors in der NH_4^+ m. Cl^- -Variante in den Petiolen und dem Stängel zu finden sind, nur ein Bruchteil in den Blättern (Abbildung 3-6, oben und mitte).

Hingegen wird das von den NH_4^+ o. Cl^- -ernährten Pflanzen aufgenommene Sulfat hauptsächlich in den Blättern wieder gefunden (Abbildung 3-6, unten). Geringere Sulfatgehalte in Petiole und Stängel gehen mit höheren Gehalten an Malat und Oxalat zum Ausgleich des Anionendefizites einher, wie Tabelle 3-8 zeigt.

Im Allgemeinen gleicht die Verteilung des Chlors innerhalb der Pflanze dem des Nitrats. Die hohen Gehalte an Nitrat und Chlorid im Stängel weisen auf die Speicherung beider Ionen in den Xylemparenchymzellen hin.

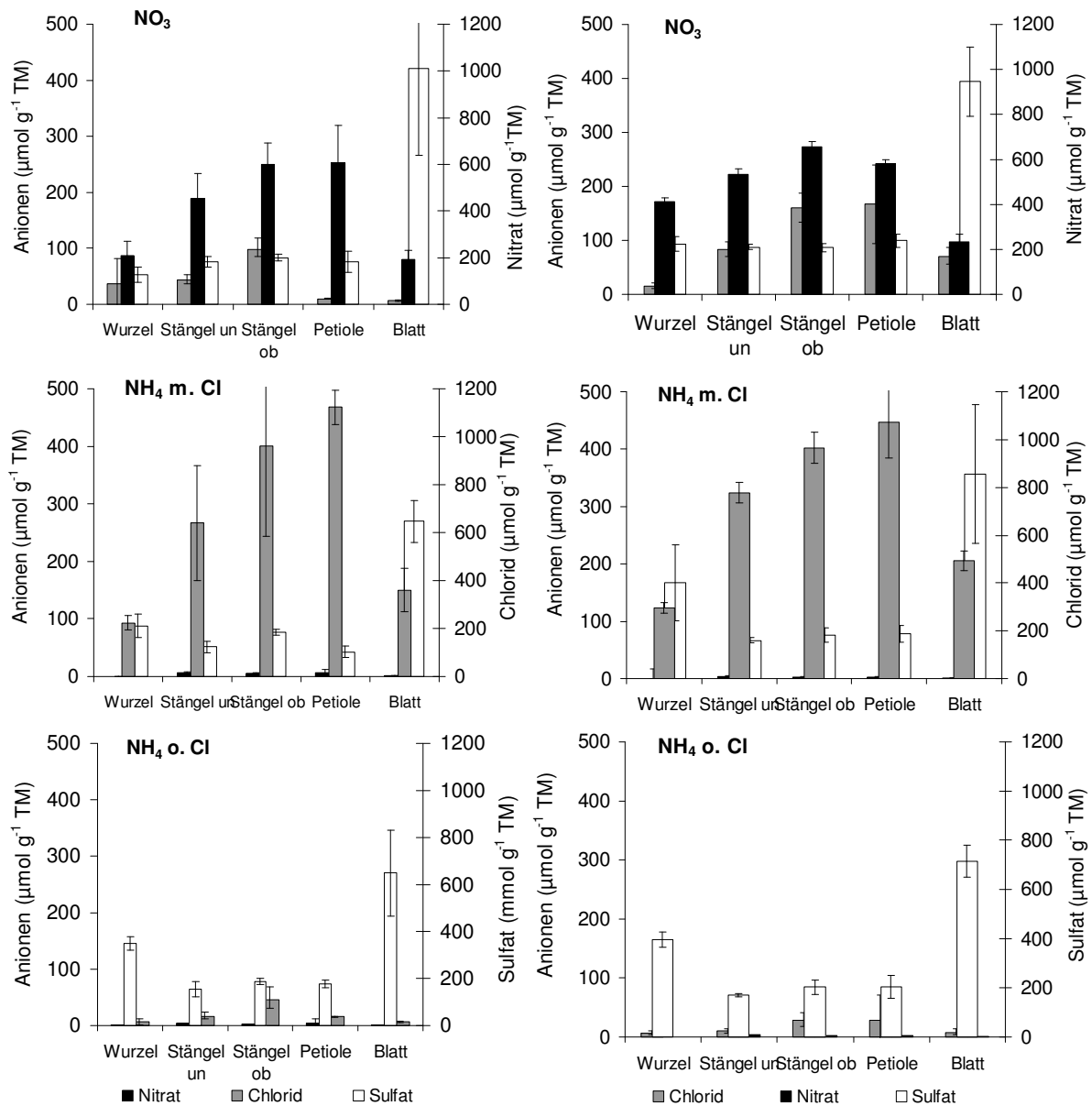


Abbildung 3-6: Einfluss der N-Form und des Begleitons auf die Anionengehalte in Wurzel, Stängel oben (ob), Stängel unten (un), Petiole und Blatt zur ersten (T1, 50 TNBS, linke Abbildungen) und zweiten Ernte (T2, 64 TNBS, rechte Abbildungen). Mittelwerte ($n = 4$) \pm SE SQRT.

Die Anionenverteilung in den Wurzeln zeigt, dass die Kontrollpflanzen einen Teil des Nitrats zurückhalten, die NH_4^+ m. Cl^- -ernährten Pflanzen das mobile Chlorid teils ebenfalls in der Wurzel behalten, teils verlagern. Auffallend in diesen beiden Varianten sind die hohen Sulfatgehalte in den Blättern. Die hohen Malatgehalte der Kontrollbehandlung lassen auf die Bildung von Carboxylaten schließen (Tabelle 3-8).

Ein Vergleich der Anionensumme zur ersten und zweiten Ernte lässt erkennen, dass zur ersten in allen Behandlungen die Anionensumme geringer war als zur zweiten und die mit NH_4^+ o. Cl^- -ernährten Pflanzen eine signifikant geringere Anionensumme aufweisen (Abbildung 3-7).

Tabelle 3-8: Einfluss der N-Form und des Begleitings auf die Gehalte an Malat, Oxalat und Citrat in Wurzel, Stängel (oben und unten), Petiole und Blatt zur zweiten Ernte (T2, 64 TNBS). Mittelwerte ($n = 4$) \pm SD.

Versuch B	Anionen in $\mu\text{mol g}^{-1}$ TM					
	T1			T2		
Wurzel	Malat	Oxalat	Citrat	Malat	Oxalat	Citrat
NO_3^-	9,41 $\pm 1,78$	23,05 $\pm 8,96$	8,94 $\pm 1,61$	2,74 $\pm 0,61$	11,30 $\pm 4,10$	3,70 $\pm 0,87$
NH_4^+ m. Cl^-	12,79 $\pm 3,86$	4,57 $\pm 1,13$	2,98 $\pm 1,06$	4,40 $\pm 2,33$	1,38 $\pm 0,43$	0,95 $\pm 0,62$
NH_4^+ o. Cl^-	9,68 $\pm 1,48$	3,02 $\pm 0,67$	1,63 $\pm 0,73$	4,98 $\pm 1,68$	1,18 $\pm 0,55$	0,22 $\pm 0,17$
Stängel un						
NO_3^-	33,28 $\pm 5,03$	14,96 $\pm 2,27$	4,45 $\pm 0,80$	26,09 $\pm 2,03$	9,92 $\pm 1,04$	4,05 $\pm 0,5$
NH_4^+ m. Cl^-	38,16 $\pm 11,57$	3,79 $\pm 2,16$	4,83 $\pm 1,65$	19,37 $\pm 10,15$	5,78 $\pm 3,31$	2,83 $\pm 1,5$
NH_4^+ o. Cl^-	36,03 $\pm 6,19$	27,34 $\pm 6,16$	2,28 $\pm 0,84$	25,47 $\pm 3,17$	17,94 $\pm 3,25$	1,00 $\pm 0,61$
Stängel ob						
bNO_3^-	31,72 $\pm 5,58$	22,11 $\pm 3,20$	2,70 $\pm 1,00$	22,47 $\pm 5,77$	10,77 $\pm 2,50$	1,09 $\pm 0,70$
NH_4^+ m. Cl^-	46,08 $\pm 11,09$	18,96 $\pm 5,98$	2,41 $\pm 0,74$	21,21 $\pm 10,31$	17,08 $\pm 10,87$	0,29 $\pm 0,29$
NH_4^+ o. Cl^-	46,08 $\pm 3,88$	57,27 $\pm 3,98$	1,79 $\pm 0,23$	35,78 $\pm 2,53$	43,03 $\pm 3,46$	0,50 $\pm 0,16$
Petiole						
NO_3^-	51,19 $\pm 2,06$	8,38 $\pm 2,41$	4,16 $\pm 0,53$	34,89 $\pm 2,12$	6,76 $\pm 0,52$	4,20 $\pm 1,06$
NH_4^+ m. Cl^-	53,31 $\pm 10,24$	3,94 $\pm 1,45$	4,48 $\pm 1,35$	27,22 $\pm 15,91$	6,66 $\pm 2,48$	2,52 $\pm 1,25$
NH_4^+ o. Cl^-	63,95 $\pm 6,93$	22,95 $\pm 1,90$	3,06 $\pm 0,91$	41,71 $\pm 6,43$	25,37 $\pm 5,48$	1,70 $\pm 0,76$
Blatt						
NO_3^-	34,72 $\pm 6,72$	6,02 $\pm 0,89$	21,09 $\pm 7,22$	26,97 $\pm 2,97$	5,41 $\pm 0,35$	23,05 $\pm 2,58$
NH_4^+ m. Cl^-	29,64 $\pm 6,45$	4,91 $\pm 0,79$	28,69 $\pm 5,19$	9,96 $\pm 4,86$	4,07 $\pm 0,36$	13,19 $\pm 4,23$
NH_4^+ o. Cl^-	22,44 $\pm 9,58$	6,76 $\pm 1,58$	14,21 $\pm 8,76$	11,46 $\pm 1,49$	6,56 $\pm 0,49$	4,21 $\pm 2,59$

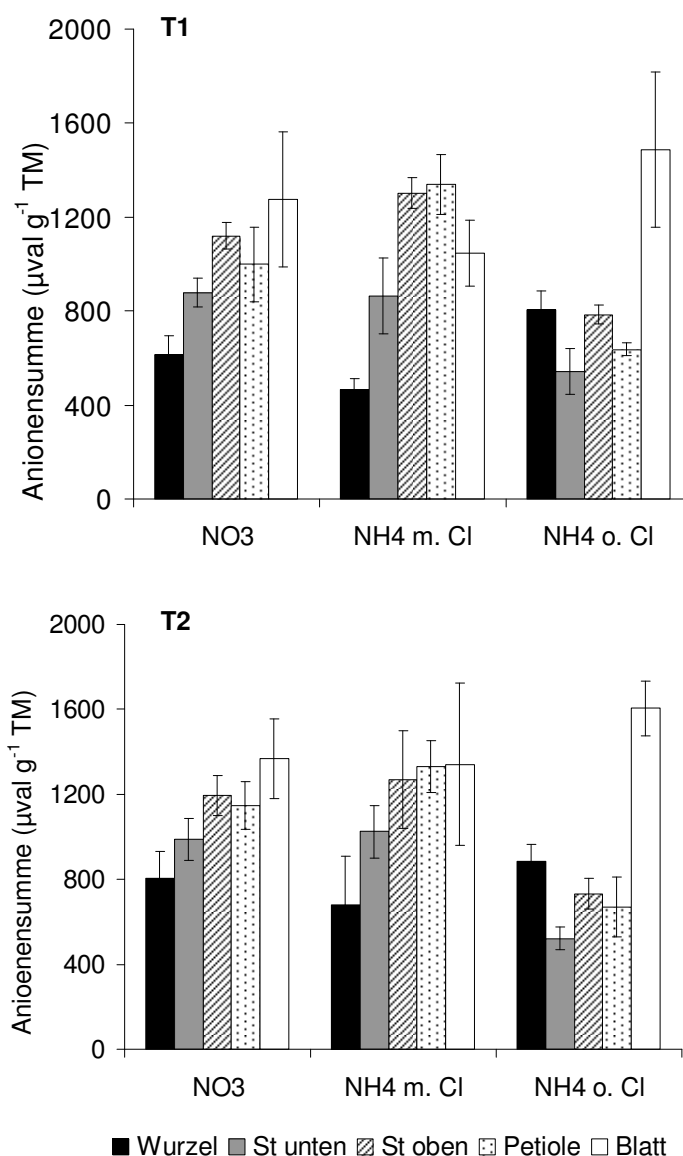


Abbildung 3-7: Einfluss der N-Form und des Begleitkations auf die Summe aller Anionen (Nitrat, Chlorid, Sulfat, Phosphat, Oxalat, Malat, Citrat) zur ersten (T1, 50 TNBS, oben) und zweiten Ernte (T2, 64 TNBS, unten). Mittelwerte ($n = 6$) \pm SE SQRT.

Eine genauere Aufgliederung der Anionensumme in die einzelnen Gewebeteile zeigt zu beiden Ernteterminen die geringste Anionensumme in den Wurzeln bei der NO_3^- - und der NH_4^+ m. Cl^- -Variante, was auf eine Verlagerung der Ionen in die Stängelteile, Petiole und Blätter hindeutet.

Die mit NH_4^+ o. Cl^- -ernährten Pflanzen lassen deutlich die höchste Anionensumme in den Blättern, eine geringere in Stängel und Petiole als die beiden anderen Varianten erkennen (Abbildung 3-7).

Um näheren Aufschluss über die Zusammensetzung der Inhaltsstoffe zu gewinnen, wurden nicht nur die Anionen analysiert, sondern auch die Zucker.

Die Analyse der Zucker Glukose, Fruktose und Saccharose des Versuches B ergab in allen Behandlungen einen höheren Zuckergehalt in den Petiolen im Vergleich zu den Blättern (Abbildung 3-8). Von den drei Zuckerarten ist in den Petiolen vor allem die Glukose, in den Blättern die Fruktose vorrangig.

Die Kontrollpflanzen zeigen in den Petiolen sehr hohe Glukosegehalte auf, in den Blättern geringere.

Auffällig sind die sehr hohen Zuckergehalte in den Blättern der mit NH_4^+ o. Cl^- -ernährten Pflanzen zur zweiten Ernte. Damit geht die Summe der Zucker in den Blättern konform mit der Anionensumme in den Blättern dieser Variante (Abbildung 3-7).

Die Zuckergehalte in den Blättern und Petiolen sind in den mit NH_4^+ m. Cl^- -ernährten Pflanzen zu beiden Ernteterminen am niedrigsten.

Im Allgemeinen zeigen sich zur ersten Ernte geringere Zuckergehalte als zur zweiten – unabhängig von der Behandlung.

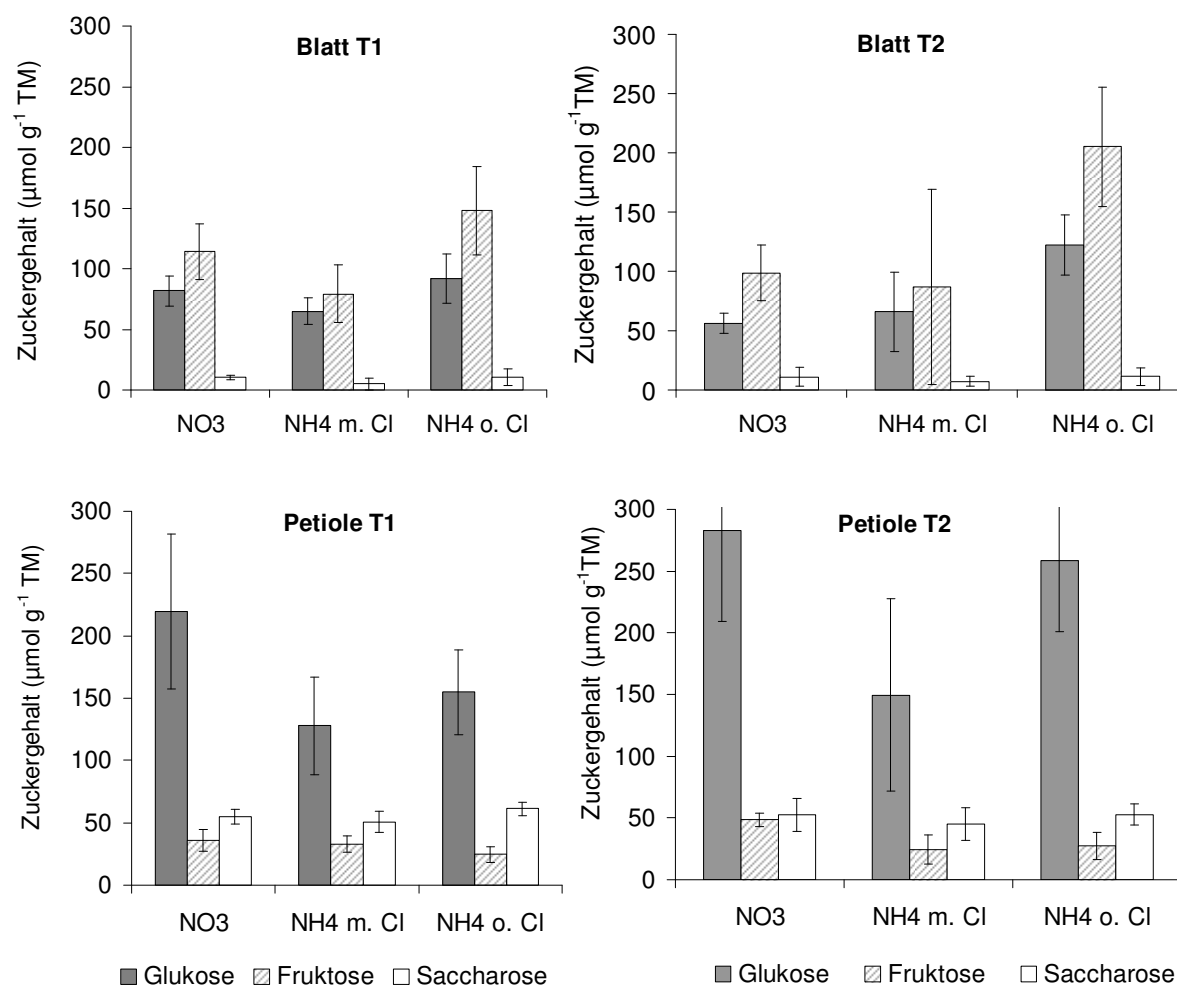


Abbildung 3-8: Einfluss der N-Form und des Begleitings auf die Summe der Zucker Glukose, Fruktose und Saccharose in den Petiolen und Blättern des Versuches B zur ersten (T1, 50 TNBS, linke Abbildungen) und zur zweiten Ernte (T2, 64 TNBS, rechte Abbildungen). Mittelwerte ($n = 6$) \pm SD.

3.3.3 Effekte der N-Form und des Begleitings auf den Wasserhaushalt der gesamten Pflanze und den osmotischen Haushalt

In Versuch A wurden vor allem die den Wasserhaushalt beschreibenden Parameter untersucht.

Die Wassernutzungseffizienz bezogen auf die Pflanzen- oder Sprossstrockenmasse zeigt keine signifikanten Behandlungs- oder Wassereffekte (Tabelle 3-9).

Die Transpirationsrate, bezogen auf die letzten drei Tage, ist unter Ammoniumernährung niedriger, was an den geringeren Blattflächen liegt. Wassereffekte sind keine zu erkennen. Der kumulative Wasserverbrauch dagegen spiegelt über die betrachtete

Vegetationsperiode hinweg deutlich eine Beeinflussung der N-Form und der Wasserbehandlung wider.

Ausschließliche Nitraternährung führt zum höchsten Wasserverbrauch. Dabei zeigt sich bei den beiden NO_3^- -Varianten ein höherer Wasserverbrauch bei höherem Wasserangebot, in den mit Ammonium versehenen Pflanzen ein niedrigerer.

Innerhalb der beiden NH_4^+ -Varianten ist der kumulative Wasserverbrauch bei Chlorigidzugabe in beiden Wasserbehandlungsstufen niedriger.

Tabelle 3-9: Einfluss der N-Form und des Begleitons auf die Wassernutzungseffizienz (WUEt und WUEsp), die Transpirationsrate (Transp.r.) bezogen auf die letzten drei Tage und den kumulativen Wasserverbrauch (WVkum) in Versuch A. Dargestellt sind das normale (W2) und das niedrige Wasserangebot (W1). Mittelwerte ($n = 4$) \pm SD.

Versuch A	W2				W1			
	100:0	75:25	NH_4^+ m. Cl^-	NH_4^+ o. Cl^-	100:0	75:25	NH_4^+ m. Cl^-	NH_4^+ o. Cl^-
WUEt (g l^{-1})	3,66 $\pm 0,15$	3,63 $\pm 0,26$	3,58 $\pm 0,26$	3,85 $\pm 0,37$	3,69 $\pm 0,19$	3,61 $\pm 0,24$	3,66 $\pm 0,40$	3,94 $\pm 0,38$
WUEsp (g l^{-1})	3,12 $\pm 0,14$	3,14 $\pm 0,31$	3,04 $\pm 0,31$	3,25 $\pm 0,30$	3,25 $\pm 0,15$	3,10 $\pm 0,28$	3,07 $\pm 0,36$	3,35 $\pm 0,36$
Transp.r. ($\text{ml cm}^{-2} \text{d}^{-1}$)	1,87 $\pm 0,17$	1,75 $\pm 0,10$	1,56 $\pm 0,15$	1,54 $\pm 0,20$	1,77 $\pm 0,09$	1,64 $\pm 0,21$	1,50 $\pm 0,13$	1,58 $\pm 0,17$
WVkum. (l)	10,17 $\pm 0,61$	8,13 $\pm 2,02$	6,20 $\pm 0,77$	7,61 $\pm 2,17$	9,31 $\pm 1,51$	7,16 $\pm 1,53$	6,98 $\pm 2,26$	8,73 $\pm 2,45$

Die Wasseraufnahme- und Transpirationsraten in Versuch B zeigen zu beiden Ernteterminen einen deutlichen N-Effekt. Eine geringere Aufnahmerate von Wasser basierend auf der Wurzeltrockenmasse der mit Ammonium ernährten Pflanzen resultiert aus der relativ hohen Wurzeltrockenmasse (Abbildung 3-3). Ihr steht eine höhere Transpirationsrate basierend auf der Blattfläche gegenüber (Abbildung 3-9).

Die hohe Transpirationsrate der Kontrolle liegt in den deutlich höheren Blattflächen begründet (Tabelle 3-3).

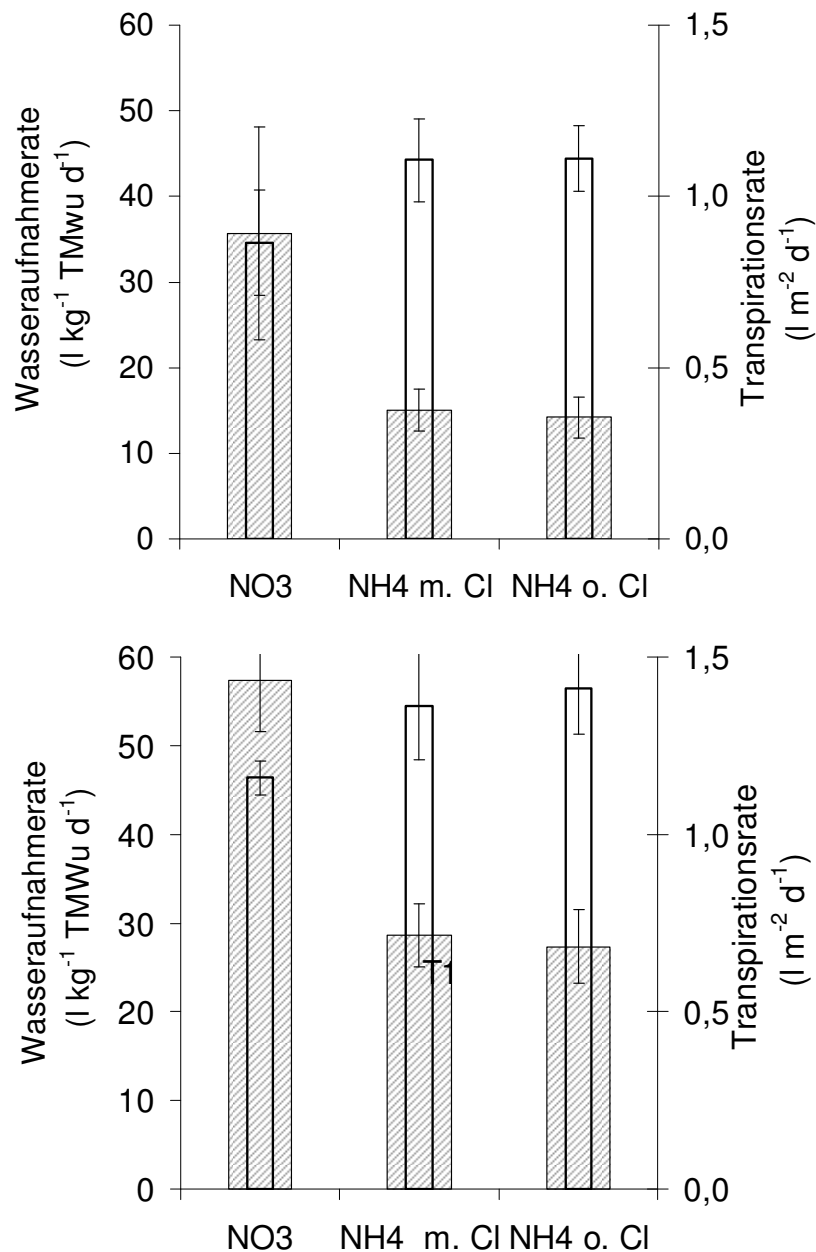


Abbildung 3-9: Einfluss der N-Form und des Begleitons auf die Wasseraufnahme- (gestreifte Säulen) und Transpirationsrate (durchsichtige Säulen) der letzten drei Tage des Versuches B zur ersten (T1, oben) und zur zweiten Ernte (T2, unten). Mittelwerte ($n = 6$) \pm SD.

In diesen Versuchen wurden für eine detailliertere Datenerfassung zum Wasserhaushalt die Blätter und Stängel getrennt in einen oberen und unteren Teil geerntet (Tabelle 3-10).

Die Daten des Versuches A zeigen, dass im Allgemeinen in dem Wassergehalt des Blattes kaum ein Unterschied zwischen dem oberen und unteren Teil besteht, während der Wassergehalt des Stängels im jungen Gewebe deutlich mehr Wasser auf-

weist als im alten. Dabei sind die Unterschiede zwischen den beiden Wasserangebotsstufen in Blatt und Stängel nicht signifikant.

Ein Vergleich der N-Form lässt höhere Wassergehalte in den beiden Nitrat enthaltenden Varianten erkennen (Tabelle 3-10). Bis auf das ältere Blatt bei geringerem Wasserangebot erhöht eine Zugabe von Ammonium zu Nitrat den Wassergehalt unabhängig von dem Wasserangebot leicht.

Ein Vergleich der beiden NH_4^+ -Varianten ergibt bei Chloridzugabe unter höherem Wasserangebot geringere Wassergehalte im älteren Stängel und unter mildem Wasserstress höhere Wassergehalte im älteren Blatt und jüngerem Stängel.

Tabelle 3-10: Einfluss der N-Form und des Begleitons auf die Wassergehalte der Blätter (WG Bl) und des Stängels (WG St) in Versuch A unter normalem (W2) und niedrigem Wasserangebot (W1). Blätter und Stängel wurden getrennt analysiert nach oberem (ob) und unterem Teil (un). Mittelwerte ($n = 4$) \pm SD.

Versuch A	W2				W1			
	100:0	75:25	NH_4^+ m. Cl^-	NH_4^+ o. Cl^-	100:0	75:25	NH_4^+ m. Cl^-	NH_4^+ o. Cl^-
WG Bl ob g g^{-1} TM	5,74 $\pm 2,23$	7,04 $\pm 0,28$	5,01 $\pm 0,40$	5,08 $\pm 0,47$	6,40 $\pm 0,06$	6,64 $\pm 0,31$	5,82 $\pm 0,34$	5,60 $\pm 0,23$
WG Bl un g g^{-1} TM	5,16 $\pm 1,68$	6,33 $\pm 0,12$	4,95 $\pm 0,51$	5,03 $\pm 0,58$	6,87 $\pm 1,31$	6,22 $\pm 0,41$	5,54 $\pm 0,19$	4,83 $\pm 0,34$
WG St ob g g^{-1} TM	11,63 $\pm 0,45$	12,07 $\pm 0,6$	9,03 $\pm 1,14$	9,38 $\pm 1,20$	10,94 $\pm 0,78$	12,06 $\pm 0,39$	11,0 $\pm 0,28$	9,59 $\pm 1,22$
WG St un g g^{-1} TM	6,84 $\pm 1,32$	7,54 $\pm 0,49$	4,00 $\pm 0,6$	5,25 $\pm 0,97$	6,19 $\pm 0,29$	6,85 $\pm 0,34$	4,16 $\pm 0,5$	4,63 $\pm 0,78$

In Versuch B zeigt ein Vergleich von dem Wassergehalt im Blatt mit dem im Stängel, dass zum ersten Erntetermin die jüngeren Blätter und Stängel weniger Wasser enthalten als die älteren. Dabei ist der Unterschied in den Stängelteilen sehr hoch, in den Blättern nur gering.

Zum zweiten Erntetermin existiert der geringe Unterschied in den Blättern noch, während die jüngeren Stängel nun höhere Wassergehalte aufweisen (Tabelle 3-11). Innerhalb der verschiedenen Behandlungen gibt es zu beiden Ernteterminen einen positiven Einfluss einer Chloridzugabe zu Ammonium gegenüber der Variante NH_4^+ o. Cl^- und NO_3^- zu verzeichnen.

Tabelle 3-11: Einfluss der N-Form und des Begleitons auf die Wassergehalte der Blätter (WG Bl) und des Stängels (WG St) in Versuch B zum ersten (T1, 50 TNBS) und zweiten Erntetermin (T2, 64 TNBS). Blätter und Stängel wurden getrennt analysiert nach oberem (ob) und unterem Teil (un). Mittelwerte ($n = 6$) \pm SD.

Versuch B	T1			T2		
	100:0	NH ₄ ⁺ m. Cl ⁻	NH ₄ ⁺ o. Cl ⁻	100:0	NH ₄ ⁺ m. Cl ⁻	NH ₄ ⁺ o. Cl ⁻
WG Bl ob g g ⁻¹ TM	5,65 \pm 0,33	4,89 \pm 0,21	5,29 \pm 0,22	5,36 \pm 0,30	5,56 \pm 0,28	5,24 \pm 0,39
WG Bl un g g ⁻¹ TM	6,70 \pm 0,25	6,56 \pm 1,72	6,27 \pm 0,31	6,59 \pm 0,29	6,40 \pm 0,46	5,82 \pm 0,32
WG St ob g g ⁻¹ TM	3,32 \pm 0,12	4,27 \pm 0,59	3,88 \pm 0,18	8,32 \pm 0,46	9,91 \pm 1,51	8,16 \pm 0,19
WG St un g g ⁻¹ TM	7,73 \pm 0,38	7,99 \pm 1,48	7,78 \pm 1,25	6,78 \pm 0,34	7,11 \pm 0,25	6,47 \pm 0,38

Der Wassergehalt der Pflanze wirkt sich auch auf den Osmolytgehalt aus. In Versuch A weisen beide Nitrat enthaltenden Varianten nur leicht, nicht signifikant höhere Osmolytgehalte bei höheren Wassergehalten im Blatt auf (Abbildung 3-10).

Die beiden NH₄⁺-Varianten zeigen niedrigere Osmolytgehalte bei niedrigerem Wassergehalt im gesamten Blatt.

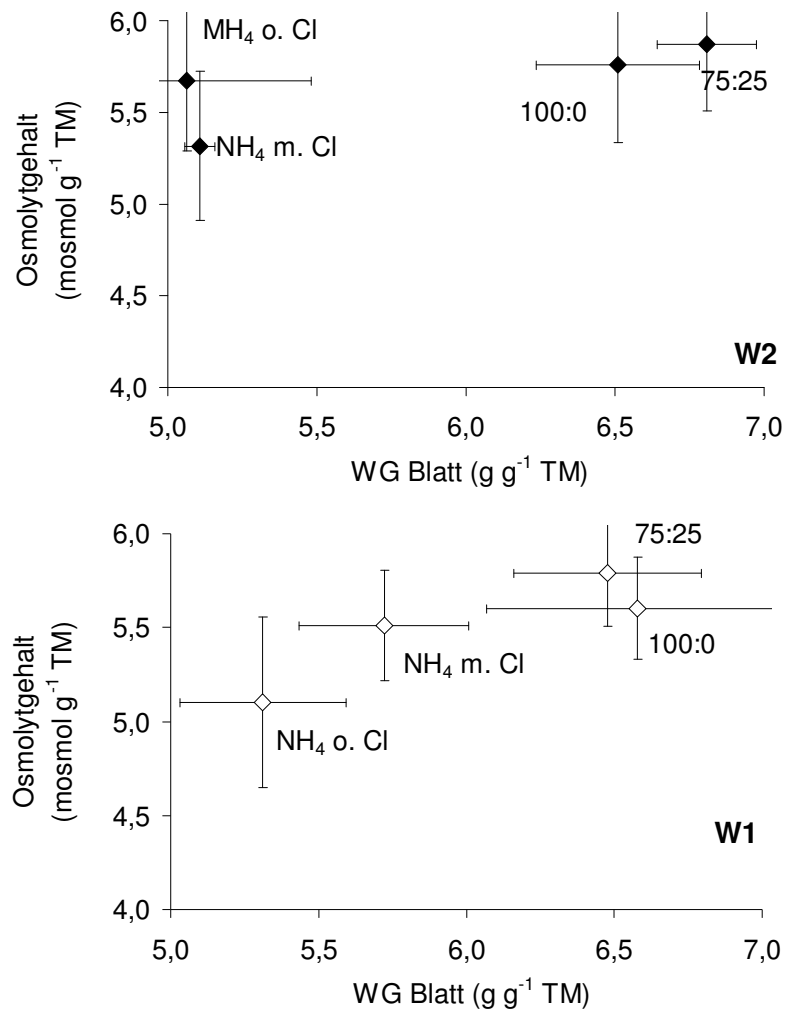


Abbildung 3-10: Einfluss der N-Form und des Begleitons auf die Beziehung zwischen Osmolyt- und Wassergehalt des Blattes (WG Blatt) unter normalem (W2, oben) und niedrigem Wasserangebot (W1, unten) in Versuch A. Mittelwerte ($n = 4$) \pm SD.

Milder Wasserstress hat auf die Osmolyt- und Wassergehalte der beiden NO_3^- -Varianten wenig Einfluss, die NH_4^+ m. Cl^- -Variante hingegen steigt in Osmolyt- und Wassergehalt, die NH_4^+ o. Cl^- -Variante sinkt im Osmolyt- und steigt im Wassergehalt. In Versuch B wird nicht nur der allgemeine Wassergehalt der Pflanzengewebe, sondern auch zur genaueren Erfassung des Wasserhaushaltes der relative Wassergehalt des Blattes (Tabelle 3-12) sowie die Osmolytgehalte an Presssaft und Extraktion aus gefriergetrocknetem Material gemessen (Abbildung 3-11). Allgemein ist der relative Wassergehalt in den jüngeren Blättern (BP 11) geringer als in den älteren, konform zu den Ergebnissen der Wassergehalte der Blätter aus Tabelle 3-11.

Die NH_4^+ m. Cl^- -Variante zeigt in beiden Blattpositionen sowie in Blatt, Petiole und Stängel ein geringeres Wasserdefizit (Tabelle 3-12).

Tabelle 3-12: Einfluss der N-Form und des Begleitings auf die Wassergehalte (WG) des Blattes, der Petiole und des Stängels sowie den relativen Wassergehalt (RWG), gemessen an der Blattposition 6 und 11 zur zweiten Ernte (T2, 64 TNBS) in Versuch B. Mittelwerte ($n = 6$) \pm SD.

Versuch B	WG Blatt (g g ⁻¹ TM)	WG Petiole (g g ⁻¹ TM)	WG Stängel (g g ⁻¹ TM)	RWG BP 6 (%)	RWG BP 11 (%)
NO ₃ ⁻	6,40 \pm 0,09	7,80 \pm 0,46	7,51 \pm 0,28	92,2 \pm 2,7	85,3 \pm 0,7
NH ₄ ⁺ m. Cl ⁻	6,32 \pm 0,27	8,61 \pm 0,76	8,36 \pm 0,72	93,9 \pm 1,1	88,1 \pm 0,9
NH ₄ ⁺ o. Cl ⁻	5,80 \pm 0,26	6,87 \pm 0,43	7,31 \pm 0,23	93,1 \pm 0,3	87,4 \pm 0,5

In Versuch B wurden zwei verschiedene Methoden zur Messung der Osmolytgehalte angewandt (Kapitel 3.2.6):

1. Ermittlung des osmotischen Wertes direkt aus dem Zellsaft aus Pflanzenblättern und –petiolen.
2. Kalkulatorische Ermittlung des osmotischen Wertes aus der Trockenmasse über den Wassergehalt des Gewebes.

Wie zum zweiten Erntetermin zu erkennen ist, korrelieren die beiden Verfahren sehr gut und die Osmolytgehalte aus dem Presssaft liegen immer unter denen kalkulatorisch aus dem Wassergehalt ermittelten Osmolytgehalten. Damit kann von mehr Gewebewasser und einer stärkeren Verdünnung in den Blättern und Petiolen zum zweiten Erntetermin ausgegangen werden. (Abbildung 3-11).

Um für die weiteren Versuche eine einheitliche Basis zur Ermittlung der Osmolytgehalte zu gewährleisten, wurde deswegen im Folgenden auf die zweite Methode zurückgegriffen und die Osmolytgehalte in mosmol g⁻¹ TM ermittelt.

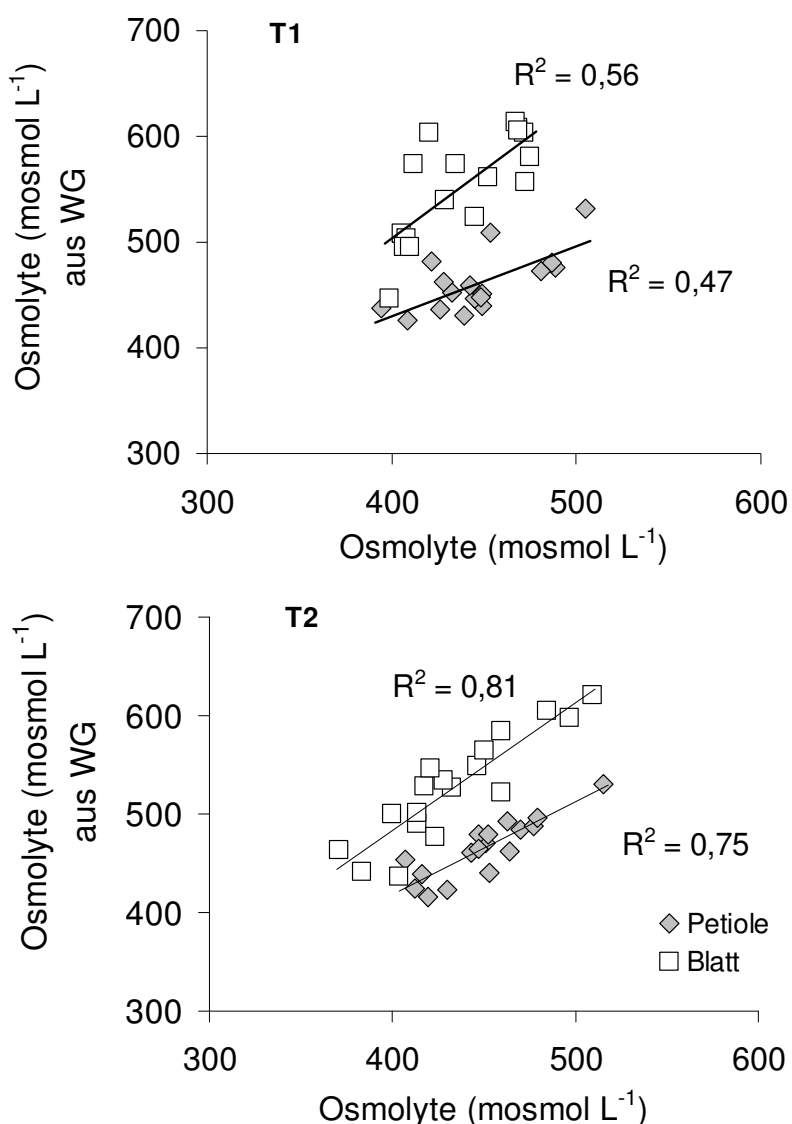


Abbildung 3-11: Vergleich der beiden Verfahren zur Erfassung von Osmolytgehalten. Dargestellt sind alle Osmolytgehalten der Blätter und Petiolen der einzelnen Wiederholungen des Versuches B zur ersten (T1, 50 TNBS, oben) und zur zweiten Ernte (T2, 64 TNBS, unten). Auf der y-Achse sind jeweils die aus dem Wassergehalt ermittelten Osmolytgehalten, auf der x-Achse die aus dem Presssaft direkt ermittelten Osmolytgehalten dargestellt.

In allen Behandlungen können zu beiden Ernteterminen höhere Osmolytgehalten in den Petiolen als in den Blättern gefunden werden, was mit den Wassergehalten übereinstimmt.

Zu beiden Ernteterminen sind signifikante Effekte bezüglich der N-Form in den Petiolen, nicht aber in den Blättern zu sehen. Bei einer Chloirdzugabe werden in den Petiolen die höchsten Osmolytgehalten gefunden (Tabelle 3-13).

Tabelle 3-13: Osmolytgehalt der Blätter und Petiolen zur ersten (T1, 50 TNBS) und zur zweiten Ernte (T2, 64 TNBS) in Versuch B. Mittelwerte ($n = 6$) \pm SD. Angegeben sind die signifikanten Effekte der N-Form (hoch signifikant: ** für $p < 0,05$).

Versuch B	Osmolytgehalte (mosmol g ⁻¹ TM)			
	T1		T2	
	Blatt	Petiole	Blatt	Petiole
NO ₃ ⁻	3,06 \pm 0,17	3,72 \pm 0,28**	3,26 \pm 0,28	3,56 \pm 0,10**
NH ₄ ⁺ m. Cl ⁻	3,00 \pm 0,17	4,79 \pm 0,30**	3,23 \pm 0,43	3,95 \pm 0,15**
NH ₄ ⁺ o. Cl ⁻	3,15 \pm 0,09	3,64 \pm 0,27**	3,36 \pm 0,17	3,32 \pm 0,20**

Nitrat gilt als wichtiges Osmotikum und kann durch Chlorid teilweise ersetzt werden. Die Summe von Chlorid und Nitrat müsste mit den Osmolytgehalten korrelieren (Abbildung 3-12). Dies trifft zu beiden Ernteterminen nur für die Petiolen, nicht aber für die Blätter zu.

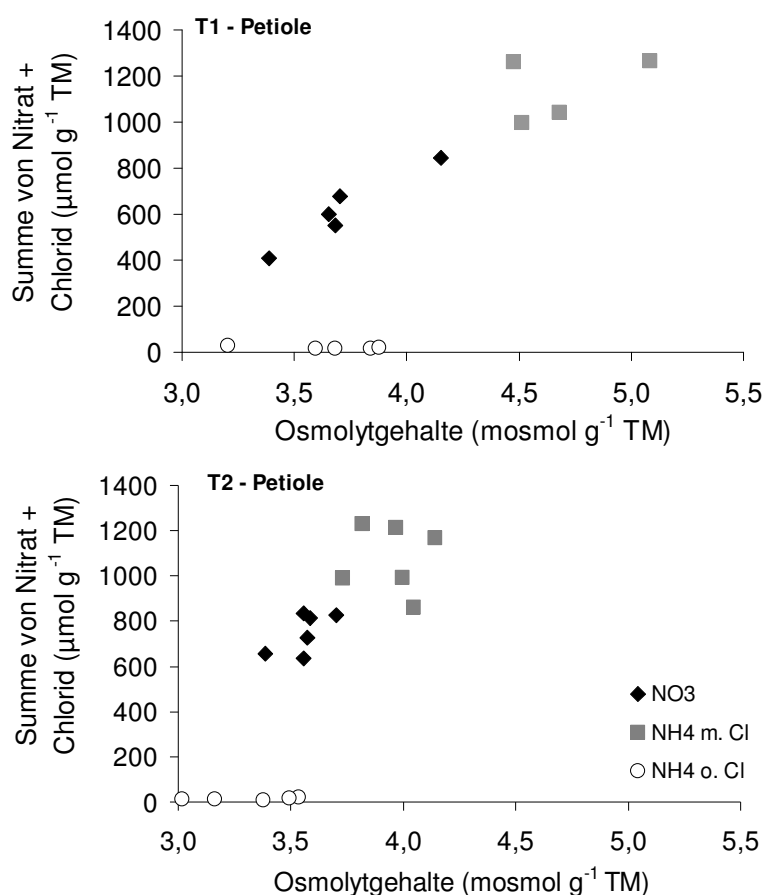


Abbildung 3-12: Korrelation der Ionensumme von Nitrat und Chlorid in allen drei Behandlungen (NO₃⁻, NH₄⁺ m. Cl⁻, NH₄⁺ o. Cl⁻) mit dem Osmolytgehalt in den Petiolen des Versuches B. Gemessen wurde sowohl zur ersten (T1, 50 TNBS) als auch zur zweiten Ernte (T2, 64 TNBS). Alle Wiederholungen für T1 ($n = 5$) und T2 ($n = 6$) sind angegeben.

3.4 Diskussion

Wie bereits in Kapitel 2 festgestellt, erfüllen Nitrat und Ammonium unterschiedliche Aufgaben innerhalb der Pflanze, und erweist sich ein Mischangebot aus beiden N-Formen für Wachstum, Entwicklung und Fruchtqualität am günstigsten (SANDOVAL-VILLA ET AL., 1999).

Im Allgemeinen wird versucht ein Anionen-Kationen-Gleichgewicht über die Ernährung der Pflanze mit den notwendigen Nährstoffen und der Zuführung dieser Nährstoffe über die Düngung herzustellen (VALENZUELA, 1990; LÓPEZ-CANTARERO, 1992). Bei einer Ammoniumernährung spielt das Begleitung (Cl^- versus SO_4^{2-}) eine entscheidende Rolle.

Chlorid als einwertiges Anion wird leicht von der Pflanze aufgenommen und kann somit eine Ammoniumaufnahme stimulieren. In Tomaten wird Chlorid teilweise in den Wurzeln zurückgehalten (PÉREZ-ALFOCEA ET AL., 2000), so dass die Aufnahme von Kationen und Ammonium zum Ladungsausgleich stimuliert, jedoch die Verlagerung der Kationen durch die mangelnde Mobilität des Chlorid erschwert wird (XU ET AL., 2000).

Welche Auswirkungen dies auf die Verlagerbarkeit hat und wie sich damit eine NH_4^+ m. Cl^- -Ernährung auf die Pflanze auswirkt, vor allem im Hinblick auf die Möglichkeit einer Chloridtoxizität bei einer Konzentration von 10 mM, soll im Folgenden diskutiert werden.

Sulfat als zweiwertiges Anion wird leicht über die Wurzeln aufgenommen und bis zu den Blättern verlagert. Dort steht es für die Proteinsynthese und vor allem zur Bildung von Glutathion bereit oder wird in reduzierter Form gelagert (LÓPEZ-CANTARERO ET AL., 1994; LÓPEZ ET AL., 2002).

3.4.1 Auswirkung der N-Form und des Begleitons auf die morphologischen Parameter und das Wachstum

Nach ZHU ET AL. (1999) ist ein Ersatz von Nitrat durch Chlorid zu 50% ohne Einbußen in der Spross- bzw. Wurzeltrockenmasse möglich, sofern eine Kompensation von

Nitrat durch Harnstoff stattfindet. Bei einem vollständigen Ersatz ist mit Wachstumsdepressionen zu rechnen.

Eine Chloridzugabe zu Ammonium zeigt ein geringeres Wachstum (Abbildung 3-2). Grund hierfür könnte auch eine überhöhte Ammoniumaufnahme und somit eine Ammoniumtoxizität (GANMORE-NEUMANN UND KAFKAFI, 1983; RAAB UND TERRY, 1995; GERENDÁS ET AL., 1995) oder eine Chloridtoxizität sein (MARSCHNER, 1995; VILLORA ET AL., 1998), da die Tomate zu den mäßig chloridtoleranten Pflanzen gezählt wird (XU ET AL., 2000). Die Nährlösungszusammensetzung wurde so gewählt, dass eine ausreichende Versorgung gewährleistet ist und die Summe von Chlorid und Nitrat immer 10 mM ergibt, so dass von keiner Toxizität ausgegangen werden kann. Jedoch soll anhand der NH_4^+ -N-Gehalte im Perkolat und der Chloridgehalte im Pflanzengewebe dieser Gesichtspunkt noch näher untersucht werden.

Tomatenpflanzen sind gegenüber hohen Sulfatgaben tolerant (XU ET AL., 1994), so dass keine Wachstumsdepressionen auftreten, was die Ergebnisse bestätigten (CERDÁ ET AL., 1984; NUKAYA ET AL., 1992).

Beide NH_4^+ -Varianten weisen wie bereits in Kapitel 2 gefunden ein signifikant höheres Investment in die Wurzeln auf (GIVAN, 1979; WAKIMOTO UND YAMADA, 1985; LEWIS ET AL., 1989). Zu beiden Ernteterminen gab es keine Unterschiede in der Wurzelbildung hinsichtlich der Zugabe des Begleitkationes (Cl^- versus SO_4^{2-}) zu Ammonium (Abbildung 3-3).

Als weiteres Kennzeichen des Wachstums dient die Blattflächenentwicklung, die allgemein sowohl in Versuch A als auch in Versuch B bei den ammoniumernährten Pflanzen niedriger ausfällt (WINTER ET AL., 1982; OTA ET AL., 1988; RAAB UND TERRY, 1994) und durch eine Chloridzugabe noch reduziert wird (Tabelle 3-2 und Tabelle 3-3). Eine reduzierte Blattfläche liegt sowohl begründet in verminderter Zellteilungsrate (TAIZ UND ZEIGER, 1998) und Zellexpansion (RAYLE ET AL., 1982), was ein langsames Wachstum der Blätter unter Ammoniumangebot zur Folge hat (RAAB UND TERRY, 1994). Grund für die mangelnde Zellexpansion ist das Fehlen von Nitrat oder anderen Osmolyten, was zu geringeren Wassergehalten führt (RAAB UND TERRY, 1994).

In Versuch A sind im Blatt geringfügig niedrigere Wassergehalte in den NH_4^+ -Varianten zu sehen (Tabelle 3-10), in Versuch B bleibt der Wassergehalt zu beiden

Ernteterminen unbeeinflusst von dem N-Angebot (Tabelle 3-11). Somit kann eher von einer Kompensation der fehlenden Osmolyte durch Bildung alternativer Osmolyte ausgegangen werden (Kapitel 3.4.2).

3.4.2 Auswirkung der N-Form und des Begleitings auf die Wasser- und Nährstoffaufnahme sowie auf die Anionenverteilung

Im Folgenden soll anhand der Ergebnisse die Auswirkungen des Begleitings (Cl^- versus SO_4^{2-}) auf die mäßig chloridtoleranten Tomatenpflanzen diskutiert werden (XU ET AL., 2000).

Im Gegensatz zu Kapitel 2 (1,8 l Gefäße) stand den Pflanzen ein größerer Nährstoffpool durch die in diesen beiden Versuchen (A und B) benutzten 5 l Gefäße zur Verfügung. Um der Frage eines Überangebotes an Chlorid und Chloridtoxizität als Grund für die Wachstumsdepressionen nachzugehen, soll näher auf

- (1) die Grundvoraussetzungen eines optimalen EC und pH-Wertes
- (2) die Nährstoff- und Wasseraufnahme
- (3) sowie auf die Anionengehalte im Pflanzengewebe

eingegangen werden.

Zu (1) Elektrische Leitfähigkeit und pH-Wert

Als Grundvoraussetzung für eine geeignete Nährstoffaufnahme sind ein optimaler pH-Wert sowie eine optimale elektrische Leitfähigkeit (EC) wichtig.

Mit Hilfe einer gestaffelten Pufferung mit CaCO_3 konnte der pH im leicht sauren bis neutralen Bereich (6,1 – 7,5) gehalten werden (Tabelle 3-5), was Voraussetzung für die gute Ausnutzung von Ammonium (BARKER ET AL., 1967; CLAASSEN UND WILCOX, 1974; TOLLEY-HENRY UND RAPER, 1986) und die Vermeidung von induziertem Nährstoffmangel bei Ammoniumernährung ist (KIRKBY UND MENGEL, 1967; COX UND REISENAUER, 1973; CHAILLOU ET AL., 1986).

Auf freies NH_3 bei einem pH > 7 reagierten Gurken und auch andere Pflanzen sehr empfindlich; es kam zu schädigenden Wirkungen (SCHENK, 1977). Allerdings wurden diese Versuche in Nährlösung durchgeführt und es ist zu erwarten, dass sich im

Substrat ein pH-Gradient in der Rhizosphäre ausbildet, bei dem es wenig freies NH_3 geben wird.

Die elektrische Leitfähigkeit in der Rhizosphäre spiegelt die Nährlösungskonzentration wider (SONNEVELD UND VOOGT, 1990) und gilt als Indikator für den Salzgehalt im Perkolat, der sich v.a. auf die Qualität der Tomatenfrucht auswirkt (SONNEVELD UND WELLES, 1988; DORAIS ET AL., 2001). Die ermittelten EC- und pH-Werte im leicht sauren bis neutralen Bereich konnten als Voraussetzung für ein gutes Wachstum gesehen werden (Tabelle 3-5).

Verringerte Nährstoff- und erhöhte Wasseraufnahme bei hohem EC-Wert deuten auf zwei unabhängige Aufnahmeprozesse in den beiden NH_4^+ -Varianten hin. Wichtig ist das Verhältnis zwischen Wasser- und Nährstoffaufnahme, welches bei Tomaten relativ hoch, nahezu proportional, sein sollte (SONNEVELD UND VOOGT, 1990).

Zu (2) Wasseraufnahme- und Transpirationsrate

Die Wasseraufnahme- und die Transpirationsraten sind wichtige Größen zur Bestimmung des Wasserhaushaltes (Kapitel 2.3.3).

FLORES ET AL. (2002) fanden in ihrem Split-root-Versuch (Wurzel zur Hälfte mit NaCl , vollständig mit NaCl versehen oder gar nicht als Kontrolle), dass erstens bei Angebot eines Salzes die Wasseraufnahme sinkt (LARSSON, 1992). Zweitens kompensieren bei dem gemischten Angebot die Wurzeln, die nicht dem Salz ausgesetzt sind, die Wasseraufnahmeverluste der dem Salz ausgesetzten Wurzeln. Somit sind eine höhere Wasseraufnahmerate basierend auf einer höheren Sprossrockenmasse sowie höhere Transpirationsverluste zu finden (KIRKHAM ET AL., 1972; TAN ET AL., 1981).

Die Wahl des Begleitnährstoffs führte zu keinen Unterschieden in der Wasseraufnahme- oder Transpirationsrate (Abbildung 3-9), da in unseren Versuchen die Wasseraufnahmerate bezüglich der Wurzeltrockenmasse und die Transpirationsrate bezüglich der Blattflächen gemessen wurde. Zwar waren sowohl die Sprossrockenmasse als auch Blattfläche unter einer Chloridzugabe zu Ammonium geringer, jedoch gleicht dies der ebenfalls niedrigere Wasserverbrauch aus (Abbildung 3-9).

Zu (3) Einfluss der N-Form und des Begleittons auf die Ionenzusammensetzung und -verteilung

In Versuch B wurde das Augenmerk auf die Ionenzusammensetzung und –verteilung gelenkt.

Die Gehalte der drei wichtigsten Anionen Nitrat, Chlorid und Sulfat zum ersten Erntetermin zeigen, dass unter Nitraternährung wenig Nitrat in der Wurzel zu finden ist (Abbildung 3-6), was sowohl auf die Reduktion in der Wurzel (KANDLBINDER ET AL., 1997) als auch auf die Xylemmobilität des Nitrats hinweist (MARSCHNER, 1995). Die höheren Werte in Petiole und Stängel (Abbildung 3-6) deuten darauf hin, dass das überschüssige Nitrat in deren Xylemparenchymzellen gespeichert wird (MARSCHNER, 1995).

Auffallend sind die hohen Sulfatgehalte im Blatt der Kontrollvariante (Abbildung 3-6). Sulfat ist im Xylem gut, im Phloem schlecht verlagerbar, so dass hohe Gehalte im Blatt die Speicherform des Sulfates darstellen, die im Bedarfsfall in mobile S-Verbindungen umgeformt werden (LÓPEZ-CANTARERO ET AL., 1994). Dies könnte der Grund für höhere Sulfatgehalte im Blatt in der Kontrolle und der NH_4^+ m. Cl^- -Variante sein (Abbildung 3-6).

Die im Vergleich zu Stängel und Petiole hohen Sulfatwerte in der Wurzel der NH_4^+ o. Cl^- -ernährten Pflanzen (Abbildung 3-6) weisen auf eine hohe Ammoniumaufnahme mit Sulfat als Begleitung hin (Tabelle 3-6). LÓPEZ ET AL. (2002) stellen eine starke Abhängigkeit der Sulfataufnahme von der angebotenen Sulfatkonzentration fest. Ein Angebot von 10 mM Sulfat ergibt eine Aufnahmerate von 81%.

Chlorid als mäßig mobiles Element wird verlagert und dient in den Blättern als Osmotikum (MARSCHNER, 1995). Zwar sind die Chloridgehalte in den Blättern der NH_4^+ m. Cl^- -Variante zum zweiten Erntetermin fast doppelt so hoch wie zum ersten, aber bei weitem in den Stängelteilen und Petiolen zu beiden Ernteterminen höher (Abbildung 3-5). Dies deutet auf eine Speicherung des Chlorids in diesen Gewebeteilen hin (XU ET AL., 2000).

Chlorid und Nitrat werden in einem scheinbaren Antagonismus aufgenommen, wie VALENZUELA in Tomate (1987) und Melone fand (1990). Chlorid senkt die Nitrataufnahme aufgrund der Konkurrenz der beiden Anionen um die Transporter (GLASS UND

SIDDIQUE, 1985; KAFKAFI ET AL., 1982; LIU UND SHELP, 1996). Inwieweit Chlorid die Nitrataufnahme beeinträchtigt, ist allerdings abhängig von der Pflanzenart und der Nitrat- bzw. Chloridkonzentration (CEREZO ET AL., 1997).

Dieser Antagonismus führt zu einem geringeren Nitratgehalt im Pflanzengewebe (CEREZO ET AL., 1997) bzw. zu einer erhöhten Reduktionsrate von Nitrat vor allem im Gemüse wie Brokkoli (LIU UND SHELP, 1996).

Nach LYCKLAMA (1963) ist für die Aufnahme des Ammoniums das Begleiten von großer Bedeutung, v.a. in seiner Funktion für den Membrantransport und die Permeabilität der Membran für dieses Ion (BLOOM, 1988). Wird Chlorid als Begleiten angeboten, stimuliert es die Ammoniumaufnahme, v.a. wenn sowohl Nitrat als auch Ammonium in der Nährlösung vorhanden sind (XU ET AL., 2000). Die Membranpermeabilität für Chlorid ist sehr hoch (BLOOM, 1988), so dass bei einer Chloridakkumulation (JEONG UND LEE, 1996) die anorganische Anionenladung steigt. Demzufolge werden weniger weitere Anionen und mehr Kationen (Aufnahme von Kalium steigt) aufgenommen (VESSEY ET AL., 1990).

Sowohl in Versuch A als auch in Versuch B wurde lediglich die Anionen-, nicht aber die Kationensumme ermittelt und es kann bestätigt werden, dass unter stabilem pH bei einem Angebot von Chlorid weniger andere Anionen aus Konkurrenzgründen aufgenommen wurden als ohne Chloridzugabe (JEONG UND LEE, 1996). In Versuch A wurden die Anionen lediglich an den Blättern der Blattposition 8, in Versuch B in allen Gewebeteilen gemessen (Abbildung 3-5; Abbildung 3-7).

In Versuch A waren unter Nitraternährung und einem Mischangebot von NO_3^- : NH_4^+ höhere Anionensummen zu finden als unter alleinigem Ammoniumangebot (1977). Zusätzlich ist die positive Beeinflussung des Wasserangebotes auf die Anionensumme bei den beiden NO_3^- -Varianten zu sehen, was auf ein hohes positives Verhältnis von Nährstoff- zur Wasseraufnahme zurückzuführen ist (SONNEVELD UND VAN DER BURG, 1991).

Versuch B weist mit Chloridzugabe insgesamt eine höhere Anionensumme zum ersten und zweiten Erntetermin auf. Genauer betrachtet sind in Wurzel und Blatt

allerdings die Anionensummen bei einer NH_4^+ m. Cl^- -Ernährung geringer (Abbildung 3-7; Tabelle 3-8).

Zum zweiten Erntetermin sind in Versuch B hohe Chloridgehalte in Stängel und Petiole der NH_4^+ m. Cl^- -Variante, dagegen nur geringe Gehalte an den Carboxylaten Malat und Oxalat zu finden. Allerdings sind die Oxalatgehalte im oberen Stängelabschnitt höher als in der Kontrolle (Tabelle 3-8). Grund hierfür könnte eine Lagerung derselbigen im oberen Stängelabschnitt sein, denn dieser und die Petiole weisen weit geringere Werte an Malat und Oxalat auf als die Kontrolle. In Bezug auf die Blätter ist der Unterschied deutlicher zu sehen. Während doppelt soviel Chlorid in der NH_4^+ m. Cl^- als Nitrat in der Kontrolle vorzufinden sind, ist der Gehalt an Carboxylaten nur halb so hoch unter NH_4^+ m. Cl^- -Ernährung.

ZHU ET AL. (1999) fanden ebenfalls bei zunehmendem Ersatz des Nitrats durch Chlorid eine Abnahme der Carboxylate in Wurzel und Spross.

3.4.3 Auswirkung der N-Form und des Begleitons auf den Wasserhaushalt

Den Wasserhaushalt der Pflanze betreffend soll sowohl auf den

- (1) Wassergehalt der Gewebeteile als auch auf den davon abhängigen
- (2) Osmolytgehalt eingegangen werden.

Zu (1) Einfluss der N-Form und des Begleitons auf den Wassergehalt des Pflanzengewebes

Die Akkumulation des Chlorids in der Pflanze und die höhere Retention des Wassers bei Chloridzugabe führt zu höheren Wassergehalten im Gewebe wie auch in den Früchten, was an den Tomaten des letzten Versuches allerdings nicht beobachtet werden konnte (Kapitel 2.3.3, Tabelle 2-9).

ZHU ET AL. (1999) erkannten, dass bei einem Ersatz von über 50% des Nitrats durch Chlorid die Amid-, Wasser- und Osmolytgehalte sinken. Ebenfalls reichert sich weniger Nitrat an, was hinsichtlich der osmotischen Wirkung negativ, hinsichtlich des gesundheitlichen Aspektes bei Blattgemüse positiv zu bewerten ist (REUTER UND ROBINSON, 1986). Gleichzeitig sinken die Gehalte an Carboxylaten, Amiden und

Aminosäuren wie auch am Gesamtstickstoff. Die Osmolytgehalte wie auch die Wassergehalte nehmen soweit ab, dass kein maximales Wachstum wie unter einer Nitraternährung gewährleistet werden kann (BLOM-ZANDSTRA UND LAMPE, 1985; ZHU ET AL., 1999).

Über den Prozentsatz des möglichen Ersatzes von Nitrat durch Chlorid gibt es unterschiedliche Literaturangaben. Während ein Ersatz von 50% bereits Wachstumsdepressionen nach ZHU ET AL. (1999) hervorruft, fanden REUTER UND ROBINSON (1986) bei Blumenkohl das gleiche Wachstum, aber niedrigere Osmolyt- und Wassergehalte. PÉREZ-ALFOCEA ET AL. (2000) fanden mit Chlorid- und Natriumzugabe eine Erhöhung des Wassergehaltes in Stängel und Blatt, einhergehend mit erhöhten Salzgehalten und einer erhöhten elektrischen Leitfähigkeit in diesen Geweben.

Eine Chloridzugabe zu Ammonium bewirkt nur eine geringe Steigerung des Wassergehaltes im Stängel im Vergleich zu den beiden anderen Varianten in Versuch B (Tabelle 3-11). Dies deutet darauf hin, dass das Chloridangebot auf den Pflanzenbedarf abgestimmt bzw. die Chloridaufnahme keine den Wasserhaushalt beeinträchtigende Wirkung hatte. Konform dazu sind auch die Osmolytgehalte im Stängel in der NH_4^+ m. Cl^- -Variante nur geringfügig höher als in den beiden anderen Behandlungen (Tabelle 3-13).

Der relative Wassergehalt ist ebenfalls bei Chloridzugabe zu Ammonium sowohl in jungen als auch in älteren Blättern etwas höher als in den anderen beiden Varianten (Tabelle 3-12). Ein erhöhter Wassergehalt resultiert aus höheren Osmolytgehalten, was im nächsten Abschnitt diskutiert wird.

Unter normalem Wasserangebot kann in Versuch A kein signifikanter Unterschied zwischen den beiden NH_4^+ -enthaltenen Varianten gefunden werden. Ein milder Wasserstress führt zu höheren Wassergehalten in der NH_4^+ m. Cl^- -Variante gegenüber der NH_4^+ o. Cl^- -Variante. Der Wassergehalt im Blatt und im Stängel der beiden Nitrat enthaltenden Varianten war ebenfalls signifikant höher (Tabelle 3-10). Aufschluss könnte ein Vergleich der Wassergehalte mit den Osmolytgehalten der beiden Versuche geben.

Zu (2) Einfluss der N-Form und des Begleitings auf den Osmolytgehalt

Im Gegensatz zu den Wassergehalten, die unter einer Chloridzugabe zu Ammonium höher sind als ohne, zeigt der Osmolytgehalt in Versuch A unabhängig vom Wasserangebot keinen signifikanten Unterschied zwischen den beiden mit Ammonium versehenen Varianten. Dafür sind die Osmolytgehalte bei einer Nitraternährung deutlich höher (Abbildung 3-10).

Nach RAAB UND TERRY (1994) sind bei einer Nitraternährung weniger Kationen und Zucker und kein Nitrat in der Pflanze zu finden, so dass folglich die Osmolytgehalte geringer sind, was im Vergleich zur Kontrolle bestätigt werden kann.

Auffallend sind in Versuch A unter normalem Wasserangebot bei Ammoniumernährung die hohen Osmolytgehalte. Grund hierfür könnte das Alter der Pflanzen (die Pflanzen waren in Versuch A noch jünger als die Pflanzen zum ersten Erntetermin des Versuches B) oder unterschiedliche Umwelteinflüsse, bedingt durch die verschiedenen Jahreszeiten der Versuchsdurchführung, sein. Ein geringeres osmotisches Potential mit geringerem Osmolytgehalt erhält einen höheren Wassergehalt im Blatt aufrecht.

Während Versuch A direkt im Sommer (Mai bis Juli) stattfand, also Sonneneinstrahlung, Luftfeuchte und Nachttemperaturen auch mit automatischer Regelung im Gewächshaus höher lagen, wurde Versuch B im Winter/ Frühjahr durchgeführt. Dies wirkt sich unwillkürlich auf die Substrat-, Nährlösungs- und Lufttemperatur wie auch die Länge des Tag/ Nacht-Rhythmus' aus.

Nitrat ist für das osmotische Gleichgewicht ein wichtiger Faktor, weil es für den Zell-turgor verantwortlich ist (STEINGRÖVER, 1986), der wiederum als Voraussetzung für die Zell- und Blattexpansion gilt (RAAB UND TERRY, 1994; MCINTYRE, 1997). Eine Kompensation des Nitrats durch Ammonium oder Harnstoff ist nicht möglich (ZHU UND JIANG, 1994), da ein Fehlen des Nitrats über das Ansteigen von organischen Anionen nicht ausgeglichen werden kann. Der Osmolytgehalt sinkt bei einer Ammonium- oder Harnstoffernährung und proportional dazu sinkt auch der Wassergehalt (CHAILLOU ET AL., 1991; GERENDÁS ET AL., 1997).

Nach ZHU ET AL. (1999) soll die Summe von Nitrat und Chlorid aufgrund ihres Antagonismus' mit dem Osmolytgehalt korrelieren. Bestätigend kann hinzugefügt werden,

dass zur Chloridgabe eine Ammoniumverabreichung weder notwendig ist noch verbessert auf die Chloridaufnahme wirkt (VAN DER BOON ET AL., 1990; ALI ET AL., 1998).

Die Ergebnisse des Versuches B ergaben eine Korrelation nur in den Petiolen, nicht aber in den Blättern. Deutlich ist zu erkennen, dass ohne Chloridzugabe zu Ammonium die Summe von Nitrat und Chlorid folglich nahe Null ist, die Osmolytgehalte (Abbildung 3-12; Tabelle 3-13) allerdings mit den anderen beiden Behandlungen zu vergleichen sind.

Dies deutet darauf hin, dass alternative Osmotika zu Nitrat oder Chlorid der NH_4^+ o. Cl^- -Variante zur Verfügung stehen, z.B. in Form von Zuckern oder Säuren, denn der Gehalt an Osmotika ist alleine keine Begründung für Wachstumsdepressionen bei ammoniumernährten Pflanzen (ZHU ET AL., 1999).

An osmolytisch wirkenden Zuckern wurden in Versuch B Glukose, Fruktose und Saccharose gemessen. Wie in Abbildung 3-8 zu sehen ist, wurden unter Chloridzugabe geringere Zuckergehalte in den Blättern und Petiolen zu beiden Ernteterminen gefunden als ohne. In den Blättern waren die Zuckergehalte unabhängig von der Behandlung niedriger als in den Petiolen, v.a. der Zucker Saccharose. Dies lässt folgern, dass die NH_4^+ o. Cl^- -Variante ihre osmotisch aktiven Substanzen sowohl über die Zucker als auch über die Carboxylate in den Petiolen abdeckt und somit den Wasserhaushalt aufrecht erhält (ZHU ET AL., 1999).

In den Blättern werden zum Ausgleich des osmotischen Ungleichgewichtes statt Zucker Säuren wie Malat, Oxalat und Citrat gebildet, was für die geringeren Säuregehalte in den Blättern als in den Petiolen unabhängig von der N-Form spricht. Die NH_4^+ m. Cl^- -Variante weist dementsprechend im Vergleich zu den beiden anderen Varianten die geringsten Säuregehalte in allen Gewebeteilen auf.

3.5 Schlussfolgerung

Zusammenfassend lässt sich festhalten, dass

- bei Chloridzugabe Einbußen in der Spross- und Pflanzentrockenmasse zu verzeichnen sind, die entweder auf einer geringeren Ammoniumaufnahme mit Chlorid als Begleitung oder einer erhöhten Aufnahme zum Ausgleich der Ladung basieren. Letzteres kann damit eventuelle Ammonium- bzw. Chloridtoxizität hervorrufen. Geringe Blattflächen, aber erhöhte spezifische Blattflächen, genauso wie geringere Gehalte an Chlorophyll und Gesamtstickstoff sind zu sehen.
- Pflanzen gegenüber höherem Sulfatangebot tolerant sind.
- bei Chloridzugabe in jedem Entwicklungsstadium eine hohe Transpirationsrate basierend auf der Blattfläche und niedrige Wasseraufnahmerate basierend auf der Wurzeltrockenmasse vorliegen, was sich kontrovers zu den Versuchen in der Literatur verhält, die bei einer erhöhten elektrischen Leitfähigkeit eine verringerte Nährstoff-, aber erhöhte Wasseraufnahme zeigen.
- Chlorid hauptsächlich in Petiole und Stängel vertreten ist, und dafür zum Ausgleich weniger andere Anionen aufgenommen werden. Um das Kationen-Anionen-Gleichgewicht aufrecht zu erhalten, bilden die Kontrollpflanzen mehr Zucker, NH_4^+ o. Cl^- -ernährte Pflanzen sowohl Zucker als auch Carboxylate (v.a. in den Petiolen), während NH_4^+ m. Cl^- versehene Pflanzen weder erhöhte Zucker- noch Carboxylatgehalte aufweisen.
- bei Chloridzugabe keine Zunahme des Wassergehaltes stattfindet, obwohl Chlorid als Osmotikum die Wasserretention fördert.

- der relative Wassergehalt als bessere Größe zur Beschreibung des momentanen Wasserzustandes nur geringfügig in den mit Chlorid versehenen Pflanzen höher ausfällt.

Es bleibt noch näher zu prüfen, welchen Einfluss das Begleitung (Cl^- versus SO_4^{2-}) auf die Aufnahme und die Verlagerbarkeit von Ammonium hat, in welche Gewebeteile vorrangig die Verlagerung stattfindet und was die Funktionen des Begleitens innerhalb der Tomatenpflanze sind. Mit Hilfe des nächsten Versuches sollen auch diese Unklarheiten beseitigt werden.

4 Einfluss des Begleitones zu Ammonium auf die Anionenverteilung innerhalb der Tomatenpflanze

4.1 Einleitung

Während in Kapitel 3 die Rolle des Begleitones (Cl^- versus SO_4^{2-}) herausgestellt wurde, soll nun den Fragen nachgegangen werden, ob Chlorid die Ammoniumaufnahme verbessert oder nicht, ob Chlorid in den Wurzeln zurückgehalten oder verlagert wird, ob es als alternatives Osmotikum Nitrat vollständig oder nur teilweise (ZHU ET AL., 1999) ersetzen kann und inwieweit es sich auf die Aufnahme anderer Anionen auswirkt.

Die Antworten sollen anhand eines Versuches, der sich speziell mit den beiden Behandlungen NH_4^+ m. Cl^- und NH_4^+ o. Cl^- im Vergleich zur Kontrolle beschäftigt, gefunden werden. Zur Untersuchung der Aufnahme und Verlagerung von $\text{NO}_3\text{-N}$ bzw. $\text{NH}_4\text{-N}$ wurde mit einer ^{15}N -Tracer-Technik gearbeitet.

Fest steht, dass Chlorid als Begleitung zu Ammonium aufgenommen, Ammonium bereits zum Grossteil in der Wurzel assimiliert, entweder als Aminosäuren oder Amide verlagert wird (JACKSON ET AL., 1993; PEUKE UND JESCHKE, 1993). Die Tomate als mäßig chloridtolerante Pflanze kann entweder Chlorid in der Wurzel zurückhalten (PÉREZ-ALFOCEA ET AL., 2000) oder deren Aufnahme einschränken, um eine hohe Akkumulation von Chlorid in den Blättern und toxische Effekte zu vermeiden.

Über ein Saugsystem wird der Xylemsaft gewonnen und auf $\text{NO}_3\text{-N}$ und $\text{NH}_4\text{-N}$ mittels Mikrodifusion untersucht (GOERGES UND DITTERT, 1998). Um eine Einschätzung der Verlagerung der Anionen in Abhängigkeit von der N-Form (NO_3^- versus NH_4^+) und des Begleitones (Cl^- versus SO_4^{2-}) zu erhalten, werden die wichtigsten Anionen im Xylemsaft bestimmt.

4.2 Material und Methoden

4.2.1 Pflanzenanzucht und Nährlösungszusammensetzung

Tomatensamen der Sorte "Daniella" wurden für 11 Tage in 0,5 mM CaSO_4 -Lösung vorgequollen und anschließend in mit Perlit gefüllten Anzuchtbehältern für weitere 7 Tage bei einer 5 mM konzentrierten $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ -Anzucht-Nährlösung (Kapitel 2.2) kultiviert. Danach wurden die Pflanzen nicht wie in den Versuchen zuvor in das Substrat Perlit umgesetzt, sondern in mit 2,5 mM konzentrierter NO_3^- -Nährlösung gefüllte Wannen. Bei drei Behandlungen (NO_3^- , NH_4^+ m. Cl^- und NH_4^+ o. Cl^-) und vier Wiederholungen, die in getrennten Wannen angezogen wurden, ergaben sich 12 Wannen. Diese wurden mit einer gelöcherten Styroporplatte, die auf der Nährlösung schwamm, abgedeckt und die Pflanzen vorsichtig in die Löcher gesetzt. Die ersten 6 Tage bekamen die Pflanzen eine 2,5 mM konzentrierte NO_3^- -Nährlösung, die letzten 5 Tage eine bereits 5 mM konzentrierte. Die Zusammensetzung der Nährlösung entsprach der der vorherigen Versuche (Kapitel 2.2.1) mit einer Verdünnung der Nährlösung im Verhältnis 1:1, um das wesentlich größere Nährlösungsvolumen im Vergleich zu einem Substratversuch zu kompensieren.

Mit Einsetzen des Versuches wurden die 12 Wannen in 4 Wiederholungen der drei Nährlösungsvarianten aufgeteilt und die Nährlösung der jeweiligen Wannen durch eine mit einer 6% ^{15}N -Markierung versehene NO_3^- , NH_4^+ m. Cl^- und NH_4^+ o. Cl^- -Nährlösung ausgetauscht, so dass die

NO_3^-	3 mM $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 - ^{15}\text{N}$
NH_4^+ m. Cl^-	6 mM $\text{NH}_4\text{Cl} - ^{15}\text{N}$
NH_4^+ o. Cl^-	3 mM $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4 - ^{15}\text{N}$

enthielt.

Um gemäß den vorausgegangenen Versuchen eine Zusammensetzung der Nährlösung mit einer konstanten Summe von Nitrat und Chlorid von 10 mM (VOOGT, 1993) zu erhalten, wurde eine Nährlösung in der Konzentration von 10 mM angesetzt, Mikronährstoffe in Höhe von 0,01 mM MnCl_2 , 0,004 mM ZnCl_2 , 0,00075 mM CuCl_2 , 0,02 mM H_3BO_3 , 0,0005 mM $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24}$ und 0,015 mM FeNaEDTA und die gleiche Menge an DMPP in Höhe von 1% von N (ENTEC; BASF) als Nitrifikationshem-

mer hinzugefügt. Diese Nährlösung wurde dann erst im Verhältnis 1:1 verdünnt und die Wannen der beiden NH_4^+ -Varianten entsprechend mit CaCO_3 gepuffert.

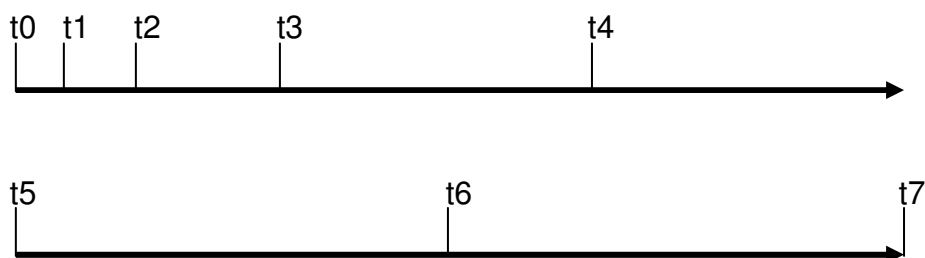
4.2.2 Versuchsbedingungen

Der Versuch wurde unter halbkontrollierten Bedingungen im Gewächshaus von August 2001 bis September 2001 durchgeführt. Die Bedingungen im Gewächshaus entsprachen denen der letzten beiden Versuche. Der Versuch umfasste drei N-Formen (NO_3^- als Kontrolle, NH_4^+ m. Cl^- und NH_4^+ o. Cl^-), 8 Probenahmen innerhalb von 48 h und 4 Wiederholungen, die auf zwei Durchgangsböcke im Abstand von 30 Minuten aufgeteilt waren.

Zehn Minuten vor Start zu t_0 wurde die 5 mM NO_3^- -Nährlösung aller Wannen mit der entsprechenden ^{15}N markierten Nitrat- bzw. Ammoniumnährlösung ausgetauscht. Die Wannen des zweiten Durchgangsblockes dementsprechend 30 Minuten später.

Sechs Pflanzen wurden zu jedem Probetermin des ersten Blockes aus den jeweiligen Wannen genommen, die Pflanzen über dem Wurzelhals dekapitiert und die Wurzelsysteme in mit nicht markierter Nährlösung versehenen Töpfen gesetzt. Diese wurden an das Saugsystem (Abbildung 4-1) angeschlossen, die Wurzeln abgedichtet, möglichst konstant für 25 Minuten einem Druck von 0,13 bar ausgesetzt und der dabei fließende Xylemsaft in kleinen Behältern aufgefangen (VON WILLERT ET AL., 1995). Danach wurden die Pflanzen des zweiten Blockes nach demselben Verfahren behandelt. Alle Probenahmen fanden innerhalb von 48 h statt (siehe Zeitstrahl).

Zeitstrahl für die Probenahme innerhalb der 48 Stunden:



mit:

t0: 7.00 Uhr (1. Tag) – erster Termin	0 SNBS
t1: 9.00 Uhr (1. Tag)	2 SNBS
t2: 11.00 Uhr (1. Tag)	4 SNBS
t3: 15.00 Uhr (1. Tag)	8 SNBS
t4: 23.00 Uhr (1. Tag)	16 SNBS
t5: 7.00 Uhr (2. Tag)	24 SNBS
t6: 19.00 Uhr (2. Tag)	36 SNBS
t7: 7.00 Uhr (3. Tag) – letzter Termin	48 SNBS

Der zweite Block startete 30 Minuten versetzt nach dem gleichen Zeitplan. Die Angaben im Text erfolgen meist in SNBS (Stunden nach Behandlungs-Start).

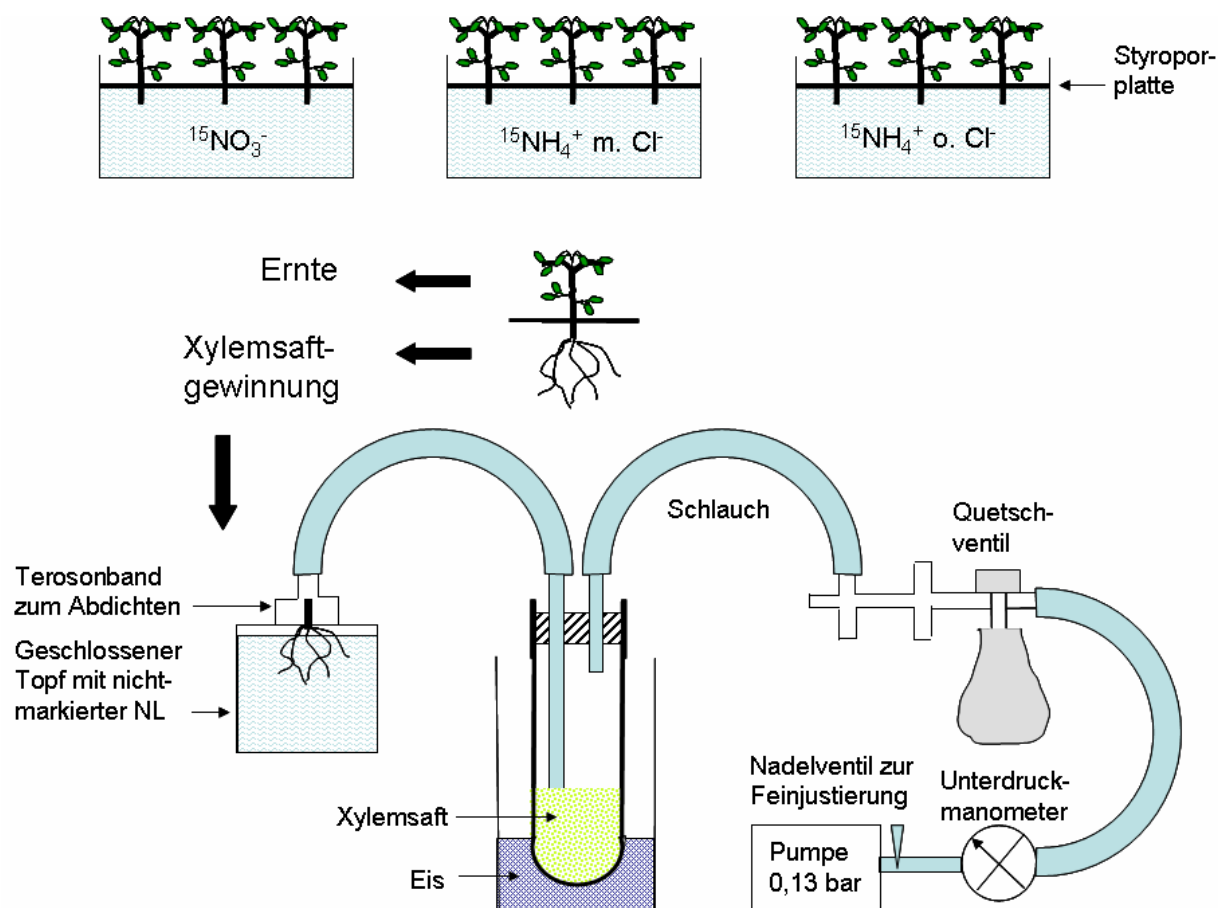


Abbildung 4-1: Skizze der Saugvorrichtung, in die die dekapitierten Pflanzen eingesetzt wurden. Gleichzeitig konnte von 6 Pflanzen das Xylemexsudat gewonnen werden, wobei 2 Pflanzen pro Behandlung (NO_3^- , NH_4^+ m. Cl^- und NH_4^+ o. Cl^-) eingespannt wurden.

4.2.3 Probenahme und Schlussernte

Nach Einsetzen der Wurzeln in das Saugsystem wurden in den verbleibenden 25 Minuten die Sprosse der Pflanzen geerntet, indem der Stängel in drei gleiche Teile (unten, mitte, oben) geteilt, die Petiolen und Blätter getrennt geerntet, alle Frischmassen bestimmt und in Stickstoff schockgefroren wurden. Alle Proben wurden bei -20 °C aufbewahrt. Die Wurzeln wurden nach 25 Minuten aus dem Saugsystem genommen und dreimal kurz in eine CaSO_4^{2-} -Lösung getaucht, um die im frei zugänglichen Teil des Apoplasten sorbierten Nährstoffe auszutauschen. Die Frischmasse der Wurzeln wurde bestimmt und wie auch der Xylemsaft bei -20 °C gelagert.

4.2.4 Bestimmung vom Gesamtstickstoff und der ^{15}N -Gehalte im Pflanzengewebe

Sowohl der Gehalt an Gesamtstickstoff (Nges) als auch der Markierungsgrad der ^{15}N -Markierung wurden am Elementaranalyser 1108 (Carlo-Erba, Milan, Italy), der an ein Massenspektrometer (Finnigan MAT Delta C) gekoppelt war, gemessen. Dafür wurde 2–4 mg gefriergetrocknetes und gemahlenes Probematerial an der Analysenwaage in kleine Zinnkartuschen eingewogen. Aus den Analysewerten wurde der aus der Düngung stammende Stickstoff (Ndff bzw. NdfA/ NdfN: "N derived from fertilizer" bzw. "N derived from ammonium/ nitrate") nach folgender Formel berechnet:

$$\text{N relativ (\%)} = (^{15}\text{N} - \text{BLW}) / (6 - \text{BLW})$$

$$\text{Ndff (mg)} = \text{N relativ (\%)} \times \text{N (mg/g)} \times \text{TM (g)}$$

mit:	BLW	Blindwert, der gemessen wurde
	6	da es sich um den Markierungsgrad 6% handelt
	^{15}N ; N in mg/g	am Elementaranalyser ermittelte Werte
	TM (g)	Trockenmasse des beprobten Gewebeteiles

4.2.5 Bestimmung von Ammonium und Nitrat im Xylemsaft

Nach der von GOERGES UND DITTERT (1998) beschriebenen Mikrodiffusions-Methode wurden die aufbereiteten Xylemsaftproben am Isotopen-Massenspektrometer (Finnigan MAT Delta C), der an einen Elementaranalysator (Carlo-Erba, Mailand) gekoppelt war, auf Nitrat- und Ammoniumgehalte untersucht. Dafür mussten die Ammoniumproben wie folgt vorbereitet werden:

Nach zu erwartendem N-Gehalt von 5% in der Probe wurden 0,5 ml Xylemsaft mit 0,2 g MgO in Scintillationsgefäße (20 ml) gegeben, mit 3 Schichten Teflonbändern abgedeckt, wobei zwischen der mittleren und letzten Schicht ein mit 10 µl KHSO₄ angefeuchtetes Filter-Rundstück aufgesetzt wurde. Die Scintillationsgefäße wurden für drei Tage in einem Überkopfschüttler geschüttelt, danach die Teflonschichten mit dem Filterrundstück, auf dem sich ein Lösungstropfen gebildet hatte, im Exsikkator bis zur Analyse aufbewahrt.

Für die Nitratproben wurde die "Methode nach Devarda" angewandt:

0,4 g Devarda-Legierung, 20 ml Probe und 0,1 g MgO wurden in Scintillationsgefäße eingewogen und die Gefäße wie bei der Ammoniumbestimmung mit Teflonbändern und jeweils einem Filterrundstück, das mit 10 µl KHSO₄ versetzt wurde, abgedichtet. Nach drei Tage Schütteln konnten auch diese Filterrundstücke bis zur ihrer Analyse im Exsikkator aufbewahrt werden.

Alle getrockneten Filterrundstücke wurden in kleine Zinnkartuschen gefüllt und auf ¹⁵N im Massenspektrometer analysiert.

4.2.6 Bestimmung anorganischer und organischer Anionen im Pflanzengewebe

Von den Anionen wurden Chlorid, Nitrat, Sulfat, Phosphat, Oxalat, Malat und Citrat an dem Ionenaustauschchromatograph (IC) nach dem im Kapitel 2.2.9 beschriebenen Verfahren bestimmt. Die Berechnung der Ionensumme nach der Ladung der Anionen ist dem Kapitel 3.2.8 zu entnehmen.

4.2.7 Auswertung

Die Daten wurden mit Excel ausgewertet und statistische Signifikanzen und Interaktionen mit dem Programm SAS erfasst (SAS Institute Inc., Cary, NC 27512-80000, USA, Release, 2000. Näheres ist dem Kapitel 2.2.12 zu entnehmen.

4.3 Ergebnisse

4.3.1 Einfluss der N-Form und einer Zugabe von Chlorid zu Ammonium auf die Aufnahme und Verlagerung von Nitrat und Ammonium

Aus den Ergebnissen des vorherigen Kapitels lässt sich die Frage ableiten, ob mit Chloridzugabe die Ammoniumaufnahme begünstigt wird und wo dieses Chlorid wieder zu finden ist.

Anhand einer ^{15}N -Markierung kann eine Begünstigung der Ammoniumaufnahme bei der NH_4^+ m. Cl^- -Variante bestätigt werden. Wie die Ndff-Werte deutlich zeigen, werden unter Chloridzugabe innerhalb der gesamten Pflanze größere Mengen des ^{15}N aus der Nährlösung wieder gefunden (Abbildung 4-2). Die Aufnahme findet erst nach 16 Stunden verstärkt statt und steigt bis zur 48. Stunde an. Ohne Zugabe von Chlorid ist nur eine geringe N-Aufnahme aus der Nährlösung zu verzeichnen, die in den letzten 12 Stunden wie in der Kontrolle (NO_3^-) sinkt. Hierbei zeigen sich keine signifikanten Unterschiede, ob man die Aufnahme von Stickstoff auf die Frischmasse der Wurzel oder die Trockenmasse des Sprosses bezieht, da in diesem Versuch beide zur gleichen Zeit geerntet und nur kurze Zeit der Nährlösungskonzentration ausgesetzt waren. Alleinig der Zeitfaktor ist bei beiden Basisgrößen von großer Signifikanz.

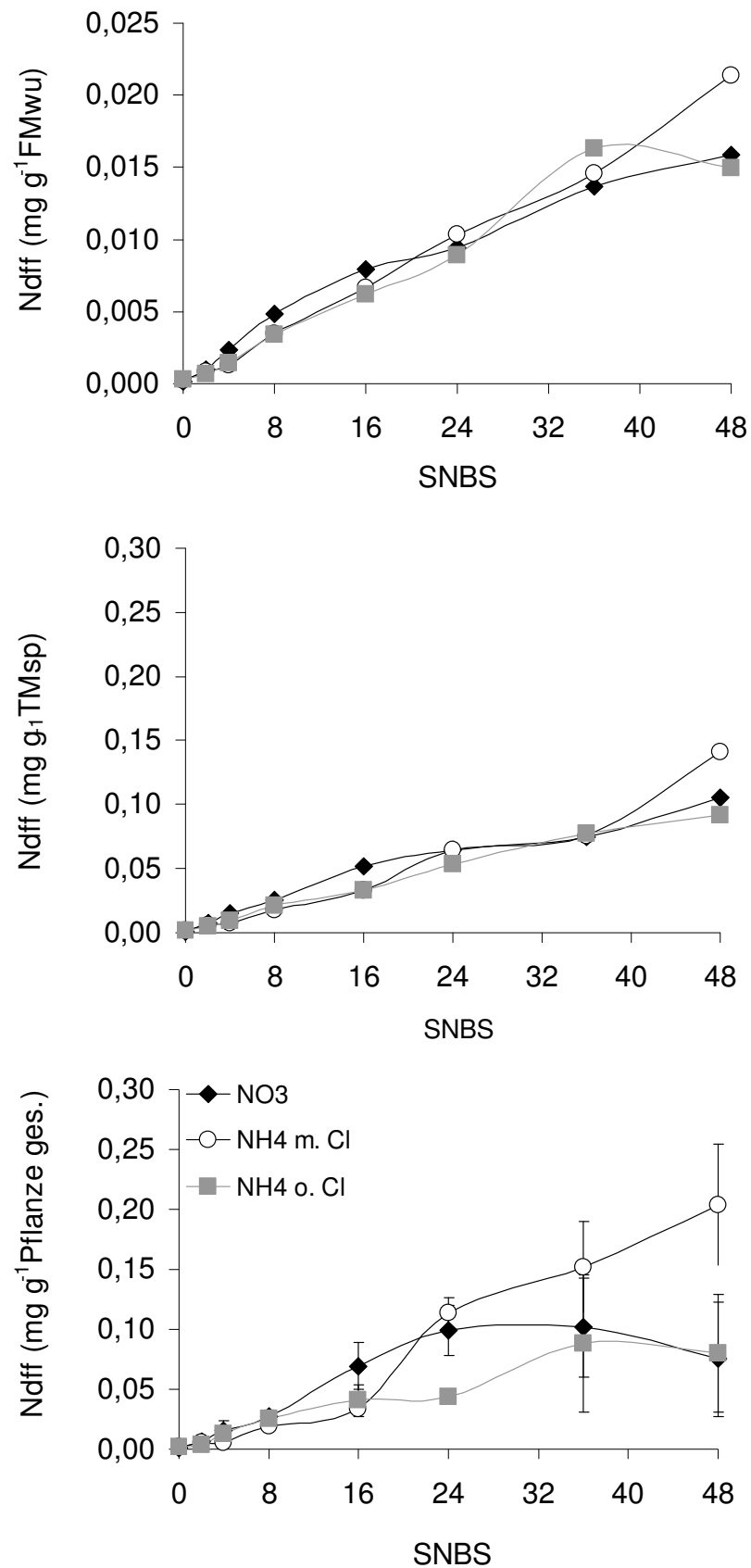


Abbildung 4-2: Einfluss der N-Form und des Begleitons auf die Stickstoffgehalte, die aus dem NO_3^- bzw. NH_4^+ der Nährlösung stammen (Ndff), bezüglich der Frischmasse der Wurzel (FMwu, oben), der Spross trockenmasse (TMsp, mitte) und der gesamten Pflanzentrockenmasse (TM-Pfl.ges.). Mittelwerte ($n = 4$) \pm SD.

Auffallend ist, dass bis zur 16. Stunde die Stickstoffaufnahme nur leicht ansteigt, danach sich in der NH_4^+ m. Cl^- -Variante bis zum Schluss stark erhöht, in der NH_4^+ o. Cl^- -Variante in den letzten Stunden stagniert und in der NO_3^- -Variante sogar sinkt. Höhere N-Gehalte bei einer Chloridzugabe in der gesamten Pflanze leiten zu der Frage, ob Chlorid nicht nur die Aufnahme von Stickstoff aus dem Dünger, sondern auch die Verlagerung in die Gewebeteile positiv beeinflusst. Dies kann man anhand der "N rel-Daten" (N Menge relativ gesehen, d.h. nicht auf die Trockenmasse der einzelnen Gewebeteile bezogen) beantworten.

Eine Untersuchung der Aufnahme von Stickstoff über die Wurzel und Stängelabschnitte bis hin in die Petiole ergibt überall signifikante Effekte der Behandlung und der Zeit. Die höchsten relativen N-Gehalte sind bei NH_4^+ m. Cl^- in der Wurzel zu finden (Abbildung 4-3). Über die 48 Stunden ist ein stetiger Anstieg der N-Gehalte in allen Gewebeteilen zu beobachten. Dabei weisen die N-Gehalte in den beiden mit Ammonium versehenen Varianten die gleiche Aufteilung auf die Gewebe auf und eine Priorität für die Wurzel ist zu erkennen. Im Unterschied dazu finden sich in der nitraternährten Kontrolle die höchsten relativen N-Gehalte in den Stängelteilen.

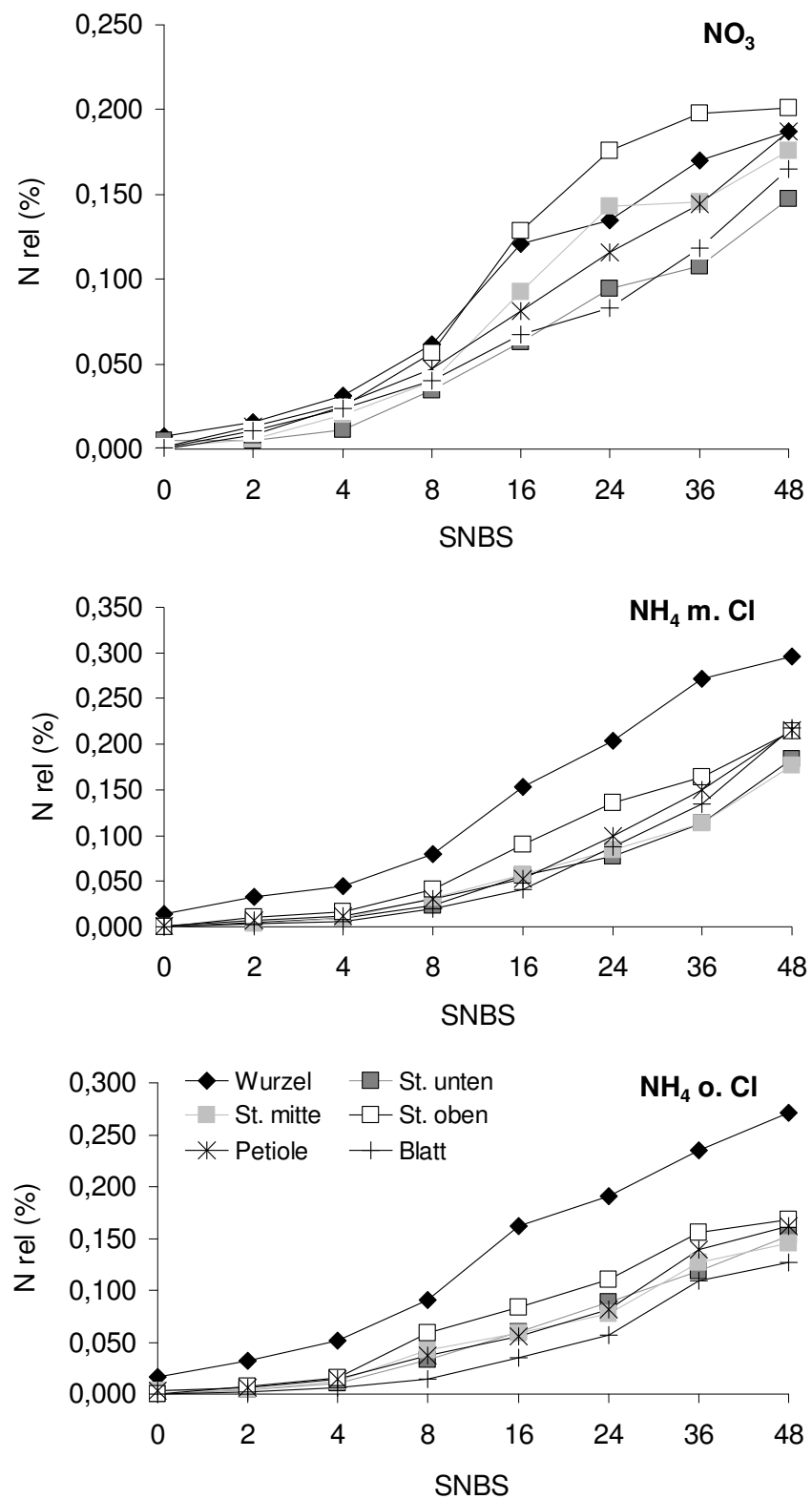


Abbildung 4-3: Einfluss der N-Form und des Begleitions auf die Stickstoffverlagerung über die Wurzel und die einzelnen Stängelabschnitte bis hin zu den Petiolen. Angegeben sind die drei Behandlungen (NO_3^- , $\text{NH}_4^+ \text{ m. Cl}^-$, $\text{NH}_4^+ \text{ o. Cl}^-$). Mittelwerte ($n = 4$).

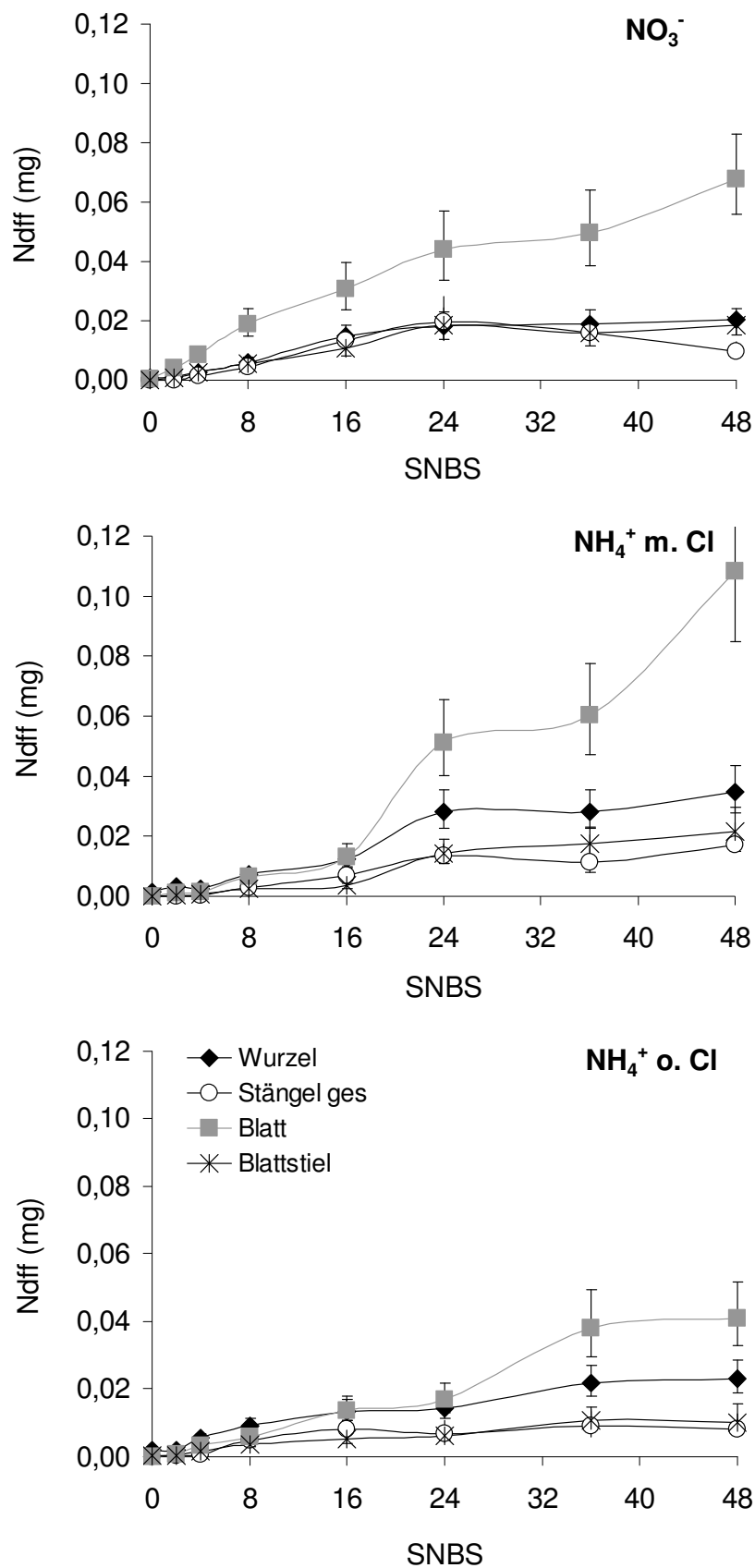


Abbildung 4-4: Einfluss der N-Form und des Begleitens auf die Stickstoffverlagerung innerhalb der Pflanze. Angegeben sind die N-Gehalte in mg des aus dem NO₃⁻ bzw. NH₄⁺ der Nährlösung stammenden N (Ndff: "Nitrogen derived from fertilizer") auf der vertikalen Achse und die Stunden nach Behandlungsstart (SNBS) auf der horizontalen. Mittelwerte (n = 4) ± SE LOG.

Die Verlagerung des ^{15}N innerhalb der Pflanze lässt hochsignifikante Effekte des Erntetermins ($t_0 - t_7$) und der Interaktion zwischen der Behandlung und des Erntetermins auf die Menge des aufgenommenen Stickstoffes aus der Düngung in die einzelnen Gewebeteilen erkennen. Absolut wird in der Variante NH_4^+ m. Cl^- die größte Menge an Stickstoff bis in das Blatt verlagert (Abbildung 4-4). Dort finden sich zum letzten Erntezeitpunkt 0,1 mg N wieder, in der Wurzel nur 0,035 mg, im Stängel und im Blattstiel nur 0,017 bzw. 0,01 mg N.

In der NH_4^+ o. Cl^- -Variante sind zwar auch die höchsten Werte im Blatt zu verzeichnen, allerdings handelt es sich hierbei um absolut 0,04 mg N im Blatt, 0,023 in der Wurzel, um 0,008 in dem Stängel und 0,01 mg N in dem Blattstiel.

4.3.2 Einfluss der N-Form und einer Chloridzugabe zu Ammonium auf die Verteilung von Anionen im Pflanzengewebe

Auch wenn mit einer Ammoniumernährung bei Zugabe von Chlorid im Vergleich zu fehlender Zugabe mehr Stickstoff aus der Nährlösung aufgenommen und in die Blätter verlagert wird, so bleibt zu klären, wie die Verteilung der Nährstoffe innerhalb der Pflanze von der N-Form (NO_3^- versus NH_4^+) und dem begleitenden Anion (Cl^- versus SO_4^{2-}) beeinflusst wird.

Als Betrachtungszeitraum wurde wieder auf die letzten 40 Stunden zurückgegriffen, da in den ersten beiden Ernteterminen v.a. bei den einzelnen Stängelabschnitten die Probenmengen zu gering ausfielen und damit die Streuung der Inhaltsstoffanalysen zu groß war.

Deutlich ist in der Kontrolle zu erkennen, dass das Nitrat 80% der analytisch erfassten Anionen in den Petiolen beträgt, während im Stängel Schwankungen von 65-80% festzustellen sind. In den Wurzeln stellt auffälligerweise Sulfat in der Kontrolle 20% und Nitrat 65% der Anionen (Abbildung 4-5).

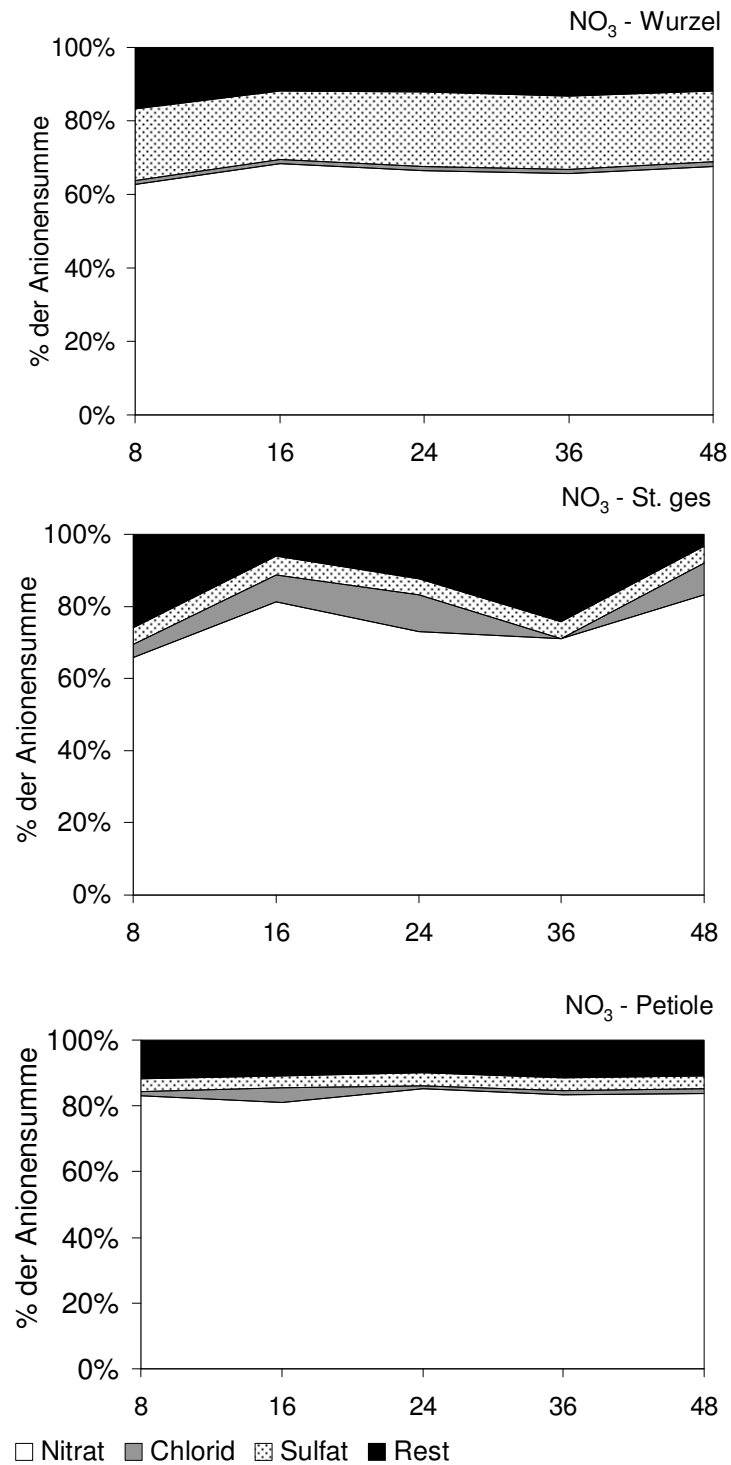


Abbildung 4-5: Veränderung der NO_3^- , Cl^- und SO_4^{2-} -Konzentration in Abhängigkeit zur Anionensumme in der Wurzel (oben), im Stängel (mitte) und in der Petiole (unten) in der NO_3^- -Variante innerhalb von 40 Stunden (SNBS, horizontale Achse). Mittelwerte ($n = 4$).

Wie Abbildung 4-6 zeigt, wird Chlorid in den mit NH_4^+ m. Cl^- -ernährten Pflanzen sehr schnell verstärkt in den Wurzeln akkumuliert, während der Gehalt an Nitrat sinkt. In dem Stängel und der Petiole steigt er vor allem ab der 16. Stunde stark an.

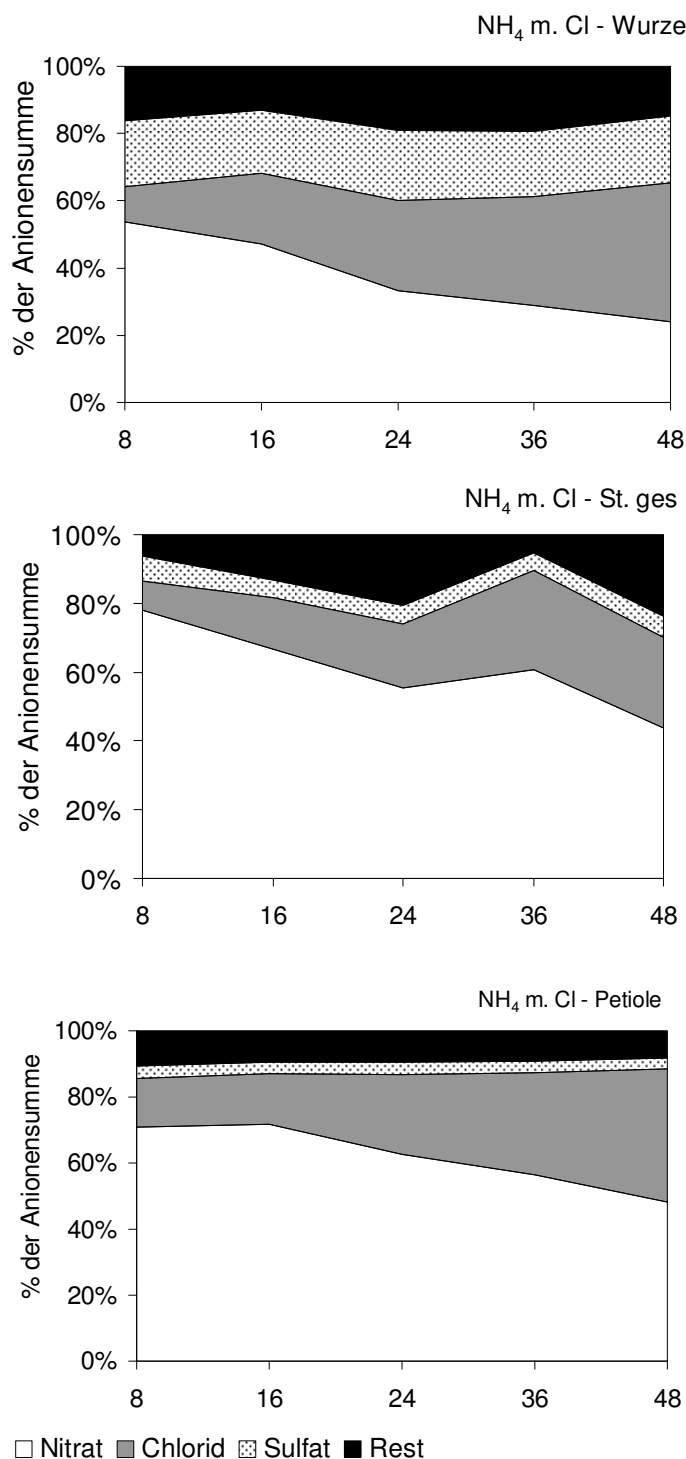


Abbildung 4-6: Veränderung der NO_3^- , Cl^- und SO_4^{2-} -Konzentration in Abhängigkeit zur Anionensumme in der Wurzel (oben), im Stängel (mitte) und in der Petiole (unten) in der NH_4^+ m. Cl^- -Variante innerhalb von 40 Stunden (SNBS). Mittelwerte ($n = 4$).

Sulfat in der NH_4^+ o. Cl^- -Variante nimmt in der Wurzel konstant über 40 Stunden 20% der Anionensumme ein, die Gehalte in dem Stängel und der Petiole sind sehr gering (Abbildung 4-7). Höhere Sulfatgehalte in den Blättern sind die Folge (Abbildung 4-8).

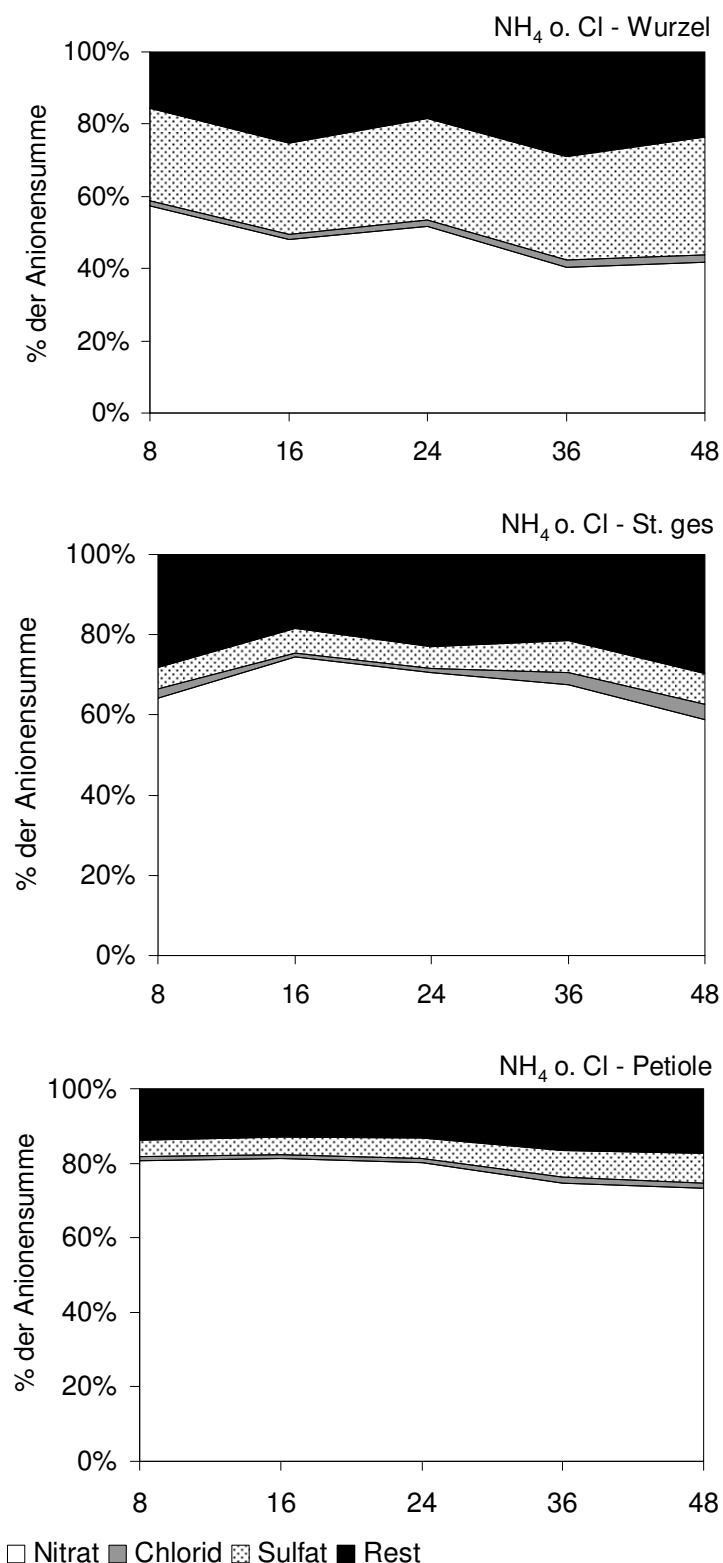


Abbildung 4-7: Veränderung der NO_3^- , Cl^- und SO_4^{2-} -Konzentration in Abhängigkeit zur Anionensumme in der Wurzel (oben), im Stängel (mitte) und in der Petiole (unten) in der NH_4^+ o. Cl^- -Variante innerhalb von 40 Stunden (SNBS). Mittelwerte ($n = 4$).

Anhand der Abbildung 4-5, Abbildung 4-6 und Abbildung 4-7 wird deutlich, dass

- Nitrat bis in den Stängel und die Petiole transportiert und dort angereichert wird.
- die Sulfatgehalte in den Wurzeln aller Behandlungen 20-25% der Anionensumme einnehmen.
- das Chlorid nur verstärkt in der NH_4^+ m. Cl^- -Variante auftritt, dort deutlich eine Verlagerung in den Stängel und die Petiole stattfindet. Hierbei ist eine Zunahme innerhalb der 40 Stunden in jedem Gewebeteil zu verzeichnen.

Die hohen Sulfatgehalte in allen drei Behandlungen deuten auf eine hohe Signifikanz des Sulfates hin (Tabelle 4-1), die steigenden Chloridgehalte innerhalb der 40 Stunden auf einen signifikanten Effekt bezüglich des Termins und der Behandlung.

In allen Stängelabschnitten wird der Chloridgehalt signifikant durch die Versuchsfaktoren Termin, Behandlung und die Interaktion Termin x Behandlung beeinflusst. Die Chloridgehalte nehmen auch vom unteren über den mittleren bis hin zum oberen Stängelabschnitt deutlich zu (Daten nicht gezeigt).

Chlorid wird also nicht in den Wurzeln akkumuliert, sondern in die Blätter verlagert, wo es Nitrat zu ersetzen scheint. Nitrat wird ebenfalls bis in die Blätter verlagert, zum Großteil verbleibt es aber in Stängel und Petiole (Abbildung 4-6). Auffallend sind sowohl in den Wurzeln als auch in den Blättern die hohen Sulfatgehalte in allen Behandlungen (Abbildung 4-8).

Tabelle 4-1: Darstellung der signifikanten Effekte von Chlorid, Nitrat, Sulfat und der Anionensumme in der Wurzel, den Stängelabschnitten (unten, mitte, oben), in der Petiole und im Blatt auf Termin, Behandlung (NO_3^- , NH_4^+ m. Cl^- und NH_4^+ o. Cl^-) und die Interaktion von Termin und Behandlung. Hoch signifikant: ** ($p < 0,05$), signifikant: * ($p < 0,1$) und nicht signifikant: -- ($p > 0,1$).

Wurzel	Chlorid	Nitrat	Sulfat	Anionensumme
Termin	**	**	--	**
Behandlung	**	**	**	**
Termin*Behandlung	**	**	*	**
Stängel unten				
Termin	**	**	**	**
Behandlung	**	--	--	--
Termin*Behandlung	**	--	--	--
Stängel mitte				
Termin	**	**	**	**
Behandlung	**	--	--	--
Termin*Behandlung	**	--	--	--
Stängel oben				
Termin	**	**	**	**
Behandlung	**	**	**	--
Termin*Behandlung	**	*	**	--
Petiole				
Termin	**	**	**	--
Behandlung	**	**	**	**
Termin*Behandlung	**	*	**	--
Blatt				
Termin	**	**	**	**
Behandlung	**	**	**	**
Termin*Behandlung	**	**	**	**

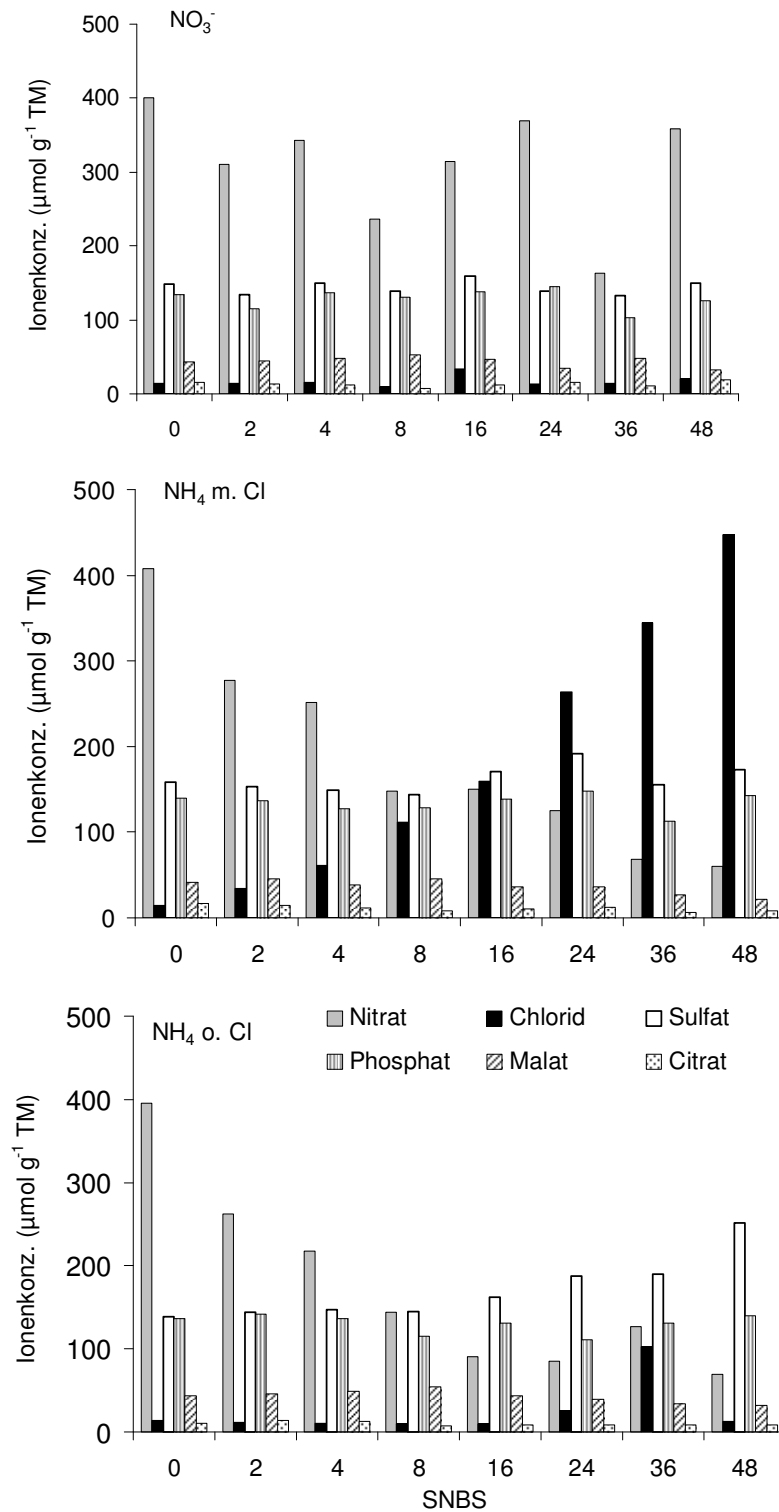


Abbildung 4-8: Konzentrationen der Anionen in den Blättern der Behandlungen (NO₃⁻, oben; NH₄⁺ m. Cl⁻, mitte und NH₄⁺ o. Cl⁻, unten). Mittelwerte (n = 4).

4.3.3 Einfluss der N-Form und einer Chloridzugabe zu Ammonium auf die Zusammensetzung des Xylemsaftes

Eine zunehmende Verlagerung von Chlorid in die Stängelabschnitte, Petiolen und Blätter der Tomatenpflanzen (Abbildung 4-6, Abbildung 4-8) spiegelt sich auch in der Zusammensetzung des Xylemsaftes wider (Tabelle 4-2).

Die Chloridgehalte sind in der NH_4^+ m. Cl^- -Variante höher als in der NH_4^+ o. Cl^- -Variante. Zum letzten Probetermin ist dieser Unterschied geringer, was auf eine Speicherung des Chlorids in den Xylemparenchymzellen hindeutet.

Wegen technischer Probleme konnte zum ersten Termin (t_0) keine ausreichende Menge an Xylemexudat gewonnen werden. Unter Chloridzugabe zu Ammonium sind innerhalb eines Intervalls konstante Säuregehalte zu finden.

Die Sulfatgehalte des Xylemsaftes der NH_4^+ o. Cl^- -ernährten Pflanzen zeigen eine geringe Abnahme von nachmittags (8 SNBS) bis zum Morgen des nächsten Tages (48 SNBS). Auffälligerweise nehmen in dieser Behandlung die Gehalte an den organischen Säuren Oxalat und Malat zu.

In der Kontrolle steigen die Gehalte an Malat leicht an, während der an Citrat und Oxalat konstant bleibt (Tabelle 4-2).

Interessant ist der Vergleich der Anionen im Xylemsaft (Tabelle 4-2) mit denen in der Wurzel (Tabelle 4-3). Es ist zu erkennen, dass die Chloridgehalte in den 48h bei einer Chloridzugabe stetig steigen, während sie ohne ungefähr konstant bei 20–30 $\mu\text{mol g}^{-1}$ bleiben. Die Nitratgehalte sinken in den mit Ammonium ernährten Pflanzen. Dies lässt die Schlussfolgerung zu, dass Chlorid das Nitrat in den Wurzeln in der NH_4^+ m. Cl^- -Variante ersetzt.

Tabelle 4-2: Anionenzusammensetzung des Xylemsaftes der drei Behandlungen (NO_3^- , NH_4^+ m. Cl^- , NH_4^+ o. Cl^-) über 48 Stunden zu sieben Probeterminen (0 – 48 SNBS). Mittelwerte ($n = 2 - 4$).

Xylemsaft	Anionen in mmol l^{-1}						
SNBS	Nitrat	Chlorid	Sulfat	Phosp.	Malat	Citrat	Oxalat
2: NO_3^-	•	•	•	•	•	•	•
NH_4^+ m. Cl^-	19,95	5,39	1,48	1,06	0,038	0,000	0,017
NH_4^+ o. Cl^-	14,19	1,03	3,97	1,23	0,079	0,004	0,074
4: NO_3^-	24,67	0,38	2,63	1,27	0,059	0,002	0,022
NH_4^+ m. Cl^-	17,39	2,98	2,30	1,28	0,075	0,003	0,056
NH_4^+ o. Cl^-	14,47	2,87	2,66	1,13	0,059	0,001	0,074
8: NO_3^-	22,47	1,19	1,33	1,67	0,057	0,000	0,025
NH_4^+ m. Cl^-	23,05	5,12	2,00	1,69	0,085	0,001	0,062
NH_4^+ o. Cl^-	10,20	0,84	6,40	2,19	0,075	0,006	0,227
16: NO_3^-	22,50	0,31	0,64	2,14	0,070	0,002	0,032
NH_4^+ m. Cl^-	16,84	8,63	2,01	1,39	0,066	0,001	0,055
NH_4^+ o. Cl^-	9,62	0,78	5,52	2,55	0,107	0,008	0,335
24: NO_3^-	20,65	0,30	1,13	1,61	0,060	0,001	0,024
NH_4^+ m. Cl^-	16,78	6,94	1,82	1,35	0,070	0,002	0,054
NH_4^+ o. Cl^-	11,64	0,92	4,43	2,88	0,117	0,010	0,426
36: NO_3^-	23,57	0,29	1,05	2,61	0,046	0,010	0,027
NH_4^+ m. Cl^-	16,18	9,80	1,60	2,32	0,042	0,006	0,048
NH_4^+ o. Cl^-	8,20	1,01	4,16	3,57	0,137	0,009	0,443
48: NO_3^-	24,03	0,37	0,97	2,05	0,074	0,006	0,030
NH_4^+ m. Cl^-	13,42	8,91	1,56	2,06	0,061	0,009	0,060
NH_4^+ o. Cl^-	12,37	0,77	3,10	3,62	0,254	0,014	0,822
NL: NO_3^-	4,43	0,01	0,65	0,52			
NH_4^+ m. Cl^-	0,00	4,07	2,27	0,44			
NH_4^+ o. Cl^-	0,00	0,00	4,35	0,52			

• zu geringes Volumen an Probenmaterial

Tabelle 4-3: Nitrat- und Chloridgehalte in der Wurzel der drei Behandlungen (NO_3^- , NH_4^+ m. Cl^- , NH_4^+ o. Cl^-) über 48 Stunden zu sieben Probeterminen (0 – 48 SNBS). Mittelwerte ($n = 4$).

Nitrat in der Wurzel ($\mu\text{mol g}^{-1}$)								
SNBS	0	2	4	8	16	24	36	48
NO_3^-	1053,9 $\pm 116,3$	1029,4 $\pm 103,4$	1019,7 $\pm 125,8$	868,8 $\pm 178,9$	1087,9 $\pm 175,0$	1118,3 $\pm 106,7$	1063,5 $\pm 62,1$	1127,2 $\pm 131,8$
NH_4^+ m. Cl^-	1042,9 $\pm 67,7$	1015,2 $\pm 111,6$	1056,0 $\pm 4,3$	727,8 $\pm 195,4$	761,8 $\pm 73,6$	455,3 $\pm 175,1$	393,9 $\pm 123,8$	327,6 $\pm 63,4$
NH_4^+ o. Cl^-	1011,2 $\pm 48,6$	913,7 $\pm 97,6$	967,4 $\pm 123,7$	790,6 $\pm 82,2$	575,3 $\pm 168,4$	728,5 $\pm 82,9$	452,7 $\pm 122,3$	441,8 $\pm 77,1$
Chlorid in der Wurzel ($\mu\text{mol g}^{-1}$)								
NO_3^-	30,1 $\pm 25,4$	17,3 $\pm 3,9$	14,5 \pm 5,1	13,3 $\pm 2,9$	16,7 $\pm 4,3$	19,0 $\pm 2,0$	20,4 $\pm 4,1$	20,6 $\pm 5,1$
NH_4^+ m. Cl^-	44,4 $\pm 9,1$	75,4 $\pm 10,4$	98,4 $\pm 4,6$	139,5 $\pm 32,8$	339,0 $\pm 20,8$	167,7 $\pm 89,2$	444,8 $\pm 102,4$	566,8 $\pm 69,8$
NH_4^+ o. Cl^-	29,4 $\pm 1,9$	14,9 $\pm 1,2$	16,5 $\pm 3,5$	16,6 $\pm 3,6$	17,8 $\pm 6,3$	23,2 $\pm 2,2$	21,0 $\pm 3,0$	21,5 $\pm 2,3$

In den Blättern ist zu erkennen, dass die Gehalte an Carboxylaten in allen Behandlungen sehr gering sind. Da die Bildung von Malat, Oxalat und Citrat sowohl für die osmotische Wirksamkeit als auch für die Aufrechterhaltung des pH-Wertes im Cytosol wichtig ist, soll noch kurz auf deren Gehalte in Wurzel, Stängel und Petiole (Abbildung 4-9) eingegangen werden. Auf die Darstellung des Citrates wird wegen der geringen Mengen von $0,5 - 3 \mu\text{mol g}^{-1}$ TM verzichtet.

In dem Stängel lassen sich die größten signifikanten Effekte der Behandlung auf die Malat- und Oxalatgehalte erkennen.

Mit einer Sulfatzugabe zu Ammonium steigen die Malatgehalte stark an, während die Oxalatgehalte zu Versuchsende wieder sinken. Auch bei einer Zugabe von Chlorid zeigt sich ein Ansteigen in den beiden Carboxylaten in der Nacht (16 - 24 SNBS), allerdings danach ein starkes Absinken (Abbildung 4-9). Die Schwankungen sind in der Kontrolle weniger stark ausgeprägt.

In der Wurzel und der Petiole sind die Gehalte in allen Behandlungen in den 48h konstant niedrig.

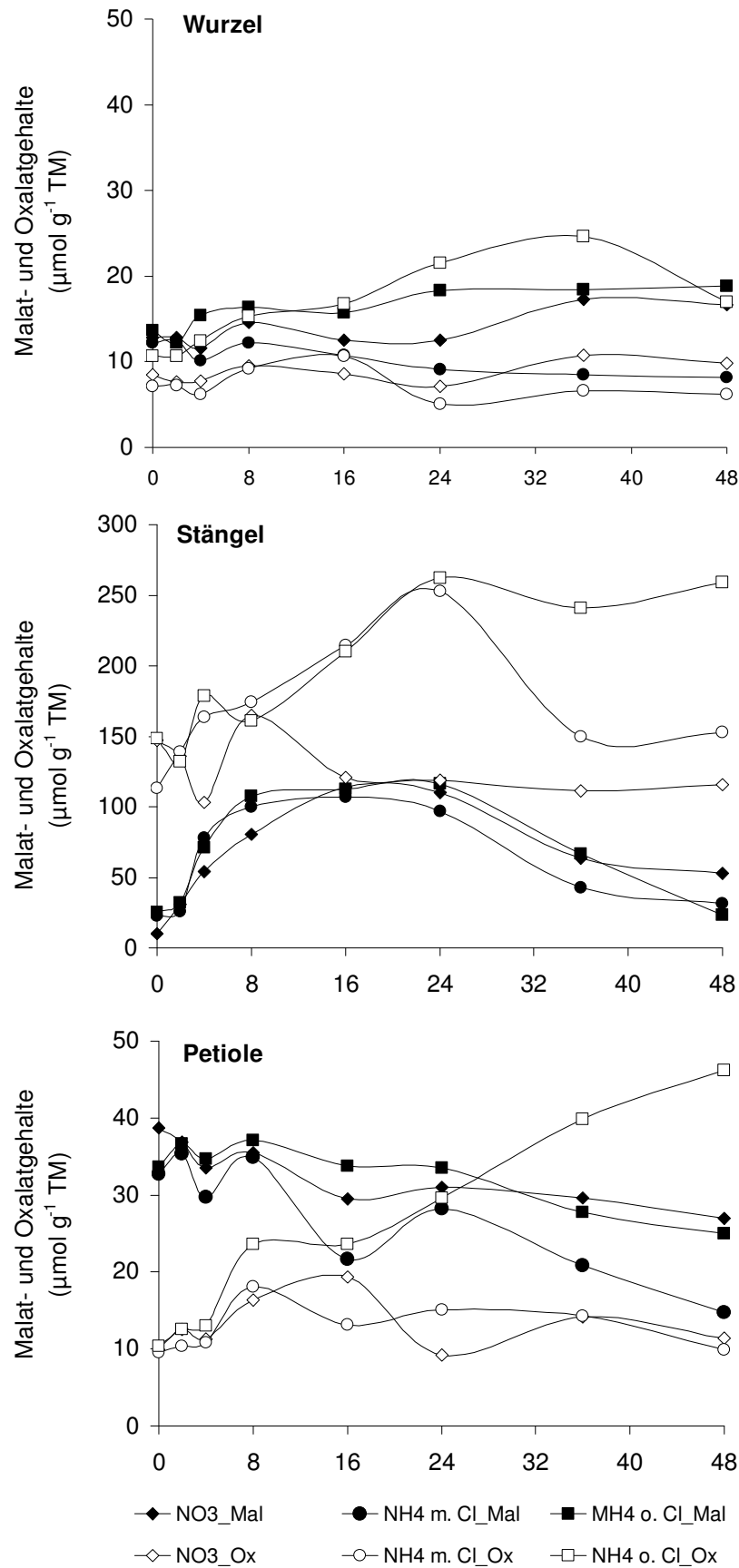


Abbildung 4-9: Carboxylatgehalte (Malat und Oxalat) in der Wurzel (oben), im Stängel (mitte) und in der Petiole (unten) bei den drei Behandlungen (NO_3^- , NH_4^+ m. Cl^- , NH_4^+ o. Cl^-). Mittelwerte ($n = 6$).

Während die Isotopen-Markierung nur das aus der Nährlösung stammende NO_3^- -N beinhaltet, wird bei den Analysen am Ionenaustauschchromatograph sowohl dieser Anteil als auch der interne Pool an Nitrat erfasst.

Am Abstand der beiden Kurven ist zu sehen, dass der interne NO_3^- -Pool anfangs einen größeren Anteil am gesamten Nitrat ausmacht als zu Versuchsende.

Das aufgenommene Nitrat wurde teils in der Wurzel assimiliert und teils zum "sink" verlagert (Abbildung 4-10).

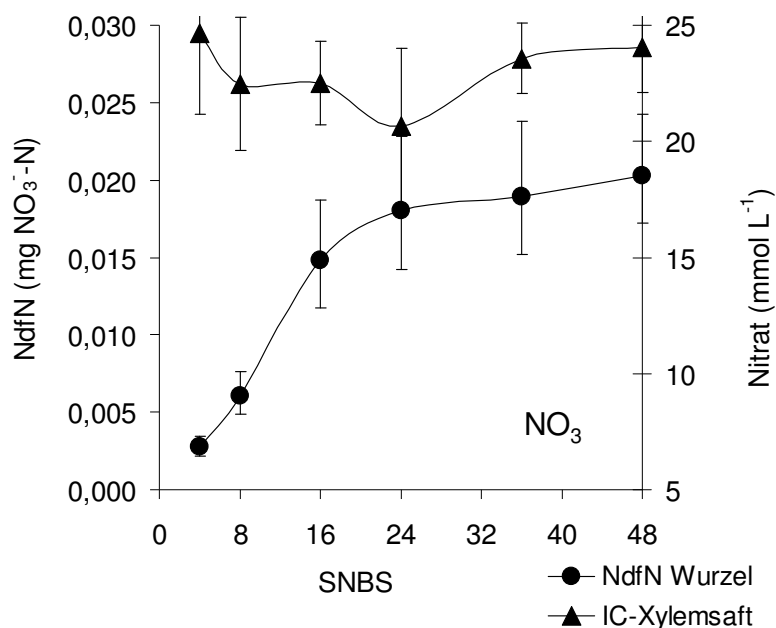


Abbildung 4-10: Aufnahme von NO_3 -N aus der Nährlösung der Kontrolle (NO_3) gemessen in der Mikrodiffusion als NdfN ("N derived from nitrate"; schwarzer Kreis) und als Nitrat des internen und externen Pools des Xylemexudates am Ionenaustauschchromatograph (schwarzes Dreieck). Die ersten beiden Erntetermine sind wegen fehlender Xylemsaftproben nicht dargestellt. Mittelwerte ($n = 4$) \pm SE LOG.

4.4 Diskussion

Wie schon die bisherigen Versuche zeigten, lassen sich bei einer Ammoniumernährung keine Wachstumsdepressionen in der vegetativen Phase erkennen. Deutlich allerdings waren Unterschiede in den beiden NH_4^+ -Varianten zu sehen, die auf das Begleitung (Cl^- versus SO_4^{2-}) zurückzuführen sind.

In der Literatur gibt es Nachweise für eine verbesserte Ammoniumaufnahme mit Chlorid als Begleitung (BLOOM, 1988; VESSEY ET AL., 1990) wie auch für eine Retention des Chlorids in der Wurzel (PÉREZ-ALFOCEA ET AL., 2000). Chlorid ist dadurch als alternatives Osmotikum zu Nitrat für die Pflanze nicht oder nur bedingt nutzbar, die Aufnahme anderer Anionen wird erschwert und die Verlagerung der Kationen in den Spross verhindert.

Durch die Markierung des Stickstoffes mit dem Isotop ^{15}N kann die Verlagerung von diesem in Abhängigkeit von der N-Form (NO_3^- versus NH_4^+) und des Begleitones (Cl^- versus SO_4^{2-}) untersucht werden.

4.4.1 Welchen Einfluss hat die N-Form und das Begleitung auf die N-Aufnahme und die Zusammensetzung des Xylemsaftes?

Im vorausgegangenen Substratversuch konnte bereits eine höhere Aufnahme von Nitrat als von Ammonium wie auch eine höhere Ammoniumaufnahme bei einer Zugabe von Chlorid als bei einer Zugabe von Sulfat nachgewiesen werden (Kapitel 3.4.2).

Mit Hilfe einer ^{15}N -Markierung und der Analyse der Anionen im Ionenaustauschchromatograph konnten nähere Informationen bezüglich des gefundenen Stickstoffes und der Nitratgehalte im Xylemexudat und in den einzelnen Gewebeteilen in Abhängigkeit von der N-Form gewonnen werden.

Wie Abbildung 4-10 zeigt, stellt der interne Nitrat-Pool anfangs einen größeren Anteil am gesamten Nitrat als am Ende dar. Relativ gesehen aber wird bei einer Ammoni-

umernährung mehr Stickstoff aus der Nährlösung aufgenommen und verlagert als bei einer Nitraternährung (Abbildung 4-3).

Ein Tag-/Nachtrhythmus in der N-Aufnahme ist andeutungsweise zu erkennen.

Nachts lässt sich eine sinkende Aufnahme des NO_3^- -N bei aktivem Transport des Nitrats in die Wurzeln verzeichnen (Abbildung 4-3; MENGEL UND KIRKBY, 1987). Nach HERDEL ET AL. (2001) beträgt der Anteil des Nitrats an den anorganischen Anionen, die im Xylemsaft gefunden werden konnten, 30% in der Nacht gegenüber 60% am Tag, was auf die Abhängigkeit der Nitrataufnahme von Spezies, Licht- und Nitratangebot (STEINGRÖVER, 1986; DELHON ET AL., 1995) sowie vom Versorgungszustand der Pflanze (RIDEOUT UND RAPER, 1994) zurückzuführen ist.

Das aus der Nährlösung aufgenommene NO_3^- -N wurde teils in der Wurzel reduziert und teils zum "sink" in den Spross verlagert (Abbildung 4-4; CLAUSSEN UND LENZ, 1995; MARSCHNER, 1995).

Der Transport des Nitrats hängt von dem elektrochemischen Gradienten ab und ist nur mit Hilfe von H^+ -Ionen möglich (KANDBINDER ET AL., 1997; BIJLSMA ET AL., 2000). Eine Aufrechterhaltung der Ionenbalance und auch des pH-Wertes erfordert bei einer Nitraternährung höhere Carboxylatgehalte, meist Malatgehalte.

Im Versuch waren im Xylemsaft in der Kontrolle niedrigere Gehalte an Malat als in den beiden mit Ammonium versehenen Varianten zu erkennen (Tabelle 4-2) und auch in den Wurzeln und Blättern keine signifikant höheren Gehalte. Es ist davon auszugehen, dass Nitrat sowohl als Speicherform in den Xylemparenchymzellen gelagert wird (Abbildung 4-5) und/ oder in seiner Aufgabe als Osmotikum den Blättern zur Verfügung steht (Abbildung 4-8).

Eine Chloridzugabe bewirkt eine höhere Aufnahme NH_4^+ -bürtigen N aus der Nährlösung und eine Verlagerung hauptsächlich in die Blätter (Abbildung 4-4). Es lässt darauf schließen, dass Chlorid nicht nur die Ammoniumaufnahme, sondern auch die Verlagerung stimuliert (LANG UND KAISER, 1994).

Ammonium wird teils in der Wurzel assimiliert und gelangt als Amid-N, Aminosäure oder reduziertes N in den Xylemstrom (JACKSON UND BLOOM., 1993), um eine Akkumulation freien Ammoniums im NH_4^+ -sensitiven Spross und Toxizitätssymptome zu vermeiden (MARQUES ET AL., 1983; CLAUSSEN UND LENZ, 1995; CLAUSSEN, 2002). Mit dem Xylemstrom kann Ammonium bis in die Blätter transportiert werden. In den Blät-

tern wird die Ammoniumkonzentration auf einem konstanten Level reguliert (MÜHLING UND LÄUCHLI, 2001).

Die langsamere Aufnahme und Verlagerbarkeit von NH_4^+ -bürtigem Stickstoff bei einer Zugabe von Sulfat führt zu geringen Gehalten an NH_4^+ -bürtigem Stickstoff in den Gewebeteilen. Geringere Ammoniumkonzentrationen im Gewebe sprechen für eine geringere Transportrate zum Spross und einer Beeinflussung der vorgefundenen Ammoniumgehalte durch die Photorespiration (Abbildung 4-4; MÜHLING UND LÄUCHLI, 2001).

Während des Tages (4 bis 16 SNBS) sinkt auch die Nährstoffkonzentration im Xylemsaft aufgrund eines Verdünnungseffektes bei einer proportionalen Aufnahme von Nährelementen und Wasser (Tabelle 4-2), gleichzeitig jedoch bei einem erhöhten Verbrauch von Nitrat bzw. Nährelementen gegenüber der Wasseraufnahme (MARSCNER, 1995; HERDEL ET AL., 2001).

Nach GOJON ET AL. (1991) ist für den Gehalt an Nitrat im Xylemsaft nicht die verbleibende Zeit in der Nährlösung, sondern die Konzentration der Nährlösung entscheidend. Die Verteilung der Reduktionsraten zwischen Wurzel und Spross ist nicht nur abhängig von der Spezies und dem Pflanzenalter (MARSCNER, 1995; BIJLSMA, 2000), sondern auch von der potentiell möglichen Exporthöhe von den Wurzeln in das Xylem bei ausreichendem Nitratangebot (RADIN, 1978).

Die höheren Gehalte an Chlorid im Xylemexudat (Tabelle 4-2) zeigen, dass Chlorid teilweise im Xylem mobil ist, in hohen Mengen akkumuliert werden kann (VESSEY ET AL., 1990; PEUKE UND JESCHKE, 1993) und nicht in der Wurzel zurückgehalten wird (Kapitel 4.4.2), wie PÉREZ-ALFOCEA ET AL. (2000) herausfanden. Ein Grund hierfür könnte die hohe Konzentration an Chlorid von 10 mM sein. Bei höheren Chloridkonzentrationen können Pflanzen entweder eine Chloridaufnahme und damit den Transport in den Spross unterbinden oder die Toleranz der Blätter gegenüber höheren Konzentrationen steigern (BAR ET AL., 1997). SARANGA ET AL. (1993) stellten fest, dass chloridtolerante Tomatensorten diese im Stängel akkumulieren, während sensitivere Pflanzen eine Akkumulation im Blattgewebe vorziehen.

Hohe Gehalte an Chlorid im Phloem deuten dagegen auf die Funktion des Chlorids in der Beladung des Phloems und das Entladen der Zucker hin (FROMM UND ESCHRICHT, 1989), denn Chlorid gilt als nicht-phloemmobil (TINKER UND LÄUCHLI, 1988). Der Chloridgehalt im Xylemexudat an sich ist nicht nur von der Mobilität, sondern auch von der potentiellen Beladung des Xylems mit Chlorid abhängig, ähnlich wie bei Nitrat (RADIN, 1978; GOJON ET AL., 1991).

Nur langsam steigende Sulfatgehalte (Tabelle 4-2) sind auf eine langsamere Xylem-beladung bei einer im Vergleich zu Chlorid und Nitrat geringeren Aufnahmerate für Sulfat zurückzuführen (MARSCHNER, 1995).

4.4.2 Welche Auswirkungen hat das Begleitung auf die Anionenzusammensetzung im Pflanzengewebe?

Die Daten des Xylemexudates und der Wurzeln sprechen für eine höhere Stickstoffaufnahme und -verlagerung bei Zugabe von Chlorid. Im Folgenden soll zum besseren Verständnis der Auswirkungen der beiden Begleitungen (Cl^- versus SO_4^{2-}) auf die Nährstoffzusammensetzung im Gewebe und die sich daraus ergebenden Folgen für das Wachstum der Pflanze eingegangen werden. Folgende Fragestellungen gilt es zu beantworten:

- (1) kann Chlorid als alternatives Osmotikum eingesetzt werden und in welchem Umfang kann es das Nitrat kompensieren?
- (2) besteht die Gefahr einer Chloridtoxizität für die Tomatenpflanze?
- (3) mit welcher Strategie versuchen die ohne Chlorid versehenen Pflanzen ihr Ladungsgleichgewicht und eine osmotische Wirksamkeit zu erzielen?

Zu (1) Chlorid als alternatives Osmotikum zu Nitrat

Als Osmotikum ist Chlorid in den Vakuolen der Blätter aktiv (LÄUCHLI, 1984; JESCHKE UND PATE, 1991). An Abbildung 4-6 und Abbildung 4-8 lässt sich eine rapide und hohe Aufnahmerate von Chlorid in die Blätter erkennen, wo es das Nitrat fast vollständig kompensiert (Abbildung 4-8). Bereits 24 Stunden nach Behandlungsbeginn

sind in der NH_4^+ m. Cl^- -Variante nur noch 2/3 des Nitrates in den Wurzeln und Blättern vorhanden.

Wenn die Chloridkonzentration hoch genug ist, um osmotische Regulationen zu bewirken, dann stellt Chlorid das dominante anorganische Anion in den Vakuolen dar (FLOWERS, 1988). Die anderen Anionen, v.a. die Carboxylate (BLOOM, 1988), kommen nur in geringen Konzentrationen vor, um das Ladungsgleichgewicht aufrecht zu erhalten (ZHU ET AL., 1999). Sowohl die Synthese als auch die Akkumulation von Malat wird von der Chloridkonzentration in der Nährlösung beeinflusst (XU ET AL., 2000).

Mit diesen Befunden der Literatur gehen unsere niedrigen Malat- und Citratgehalte in den Blättern konform (Abbildung 4-8).

Erhöhte Osmolytgehalte bewirken erhöhte Wassergehalte, wie im letzten Versuch zu sehen war (Kapitel 3.4.3), um über H^+ -Ionen den pH-Gradienten aufrecht zu erhalten (RAVEN UND SMITH, 1976; FLOWERS, 1988).

Welche Möglichkeiten die Pflanzen bei einer NH_4^+ o. Cl^- -Ernährung haben, um eine osmotische Wirkung wie auch einen Ladungsausgleich zu erwirken, soll in Punkt c noch geklärt werden.

Zu (2) Chloridtoxizität bei Tomatenpflanzen

Wichtig für Gemüse ist nicht nur die vegetative Entwicklung, sondern auch die Qualität und Gesundheit der Pflanze, v.a. hinsichtlich des Verzehrs von vegetativen Teilen bei Gemüse. CLAUSSEN (1986) fand erhöhte Gehalte an Nitrat in den Blättern zur vegetativen Phase, was sich schädlich auf die Gesundheit auswirken kann. Wird Nitrat durch das Chlorid ersetzt, verringern sich dadurch die Nitratgehalte im Blatt, was vor allem im Blattgemüse sehr wichtig für die Qualität ist (BORYS ET AL., 1970; VEIT-KÖHLER, 1999).

Die Tomatenpflanze zählt zu den Fruchtgemüsen, so dass die Qualität der zum Verzehr geeigneten Frucht im Vordergrund steht (Kapitel 2.3.4).

Allerdings ist Voraussetzung für eine gute Fruchtqualität ein gutes vegetatives Wachstum. Chloridkonzentrationen von mehr als 20 mM in der Nährlösung führen in chloridsensitiven Pflanzen wie Früchte und Bohnen zu Toxizität, das vier- bis fünffache in chloridtoleranten Pflanzen wie Spinat, Gerste und auch Zuckerrübe (MARSCHNER, 1995). Die große Toleranz der Pflanzen gegenüber hohen Chloridkon-

zentrationen in der Nährlösung ist die Möglichkeit die Aufnahme von Chlorid über die Wurzeln soweit zu reduzieren wie Chlorid in den Vakuolen des Stängels akkumuliert werden kann (TINKER UND LÄUCHLI, 1988).

Ausschlaggebend sind die jeweiligen Chloridgehalte in den Blättern.

Eine Chloridtoxizität in den Blättern kann zu diesem Zeitpunkt ausgeschlossen werden. Der toxische Bereich für die Tomatenpflanze liegt bei $1,15 \text{ mmol g}^{-1} \text{ TM}$ und für die Blätter im Speziellen bei $1,42 \text{ mmol g}^{-1} \text{ TM}$ entsprechend den angegebenen Werten für junge Tomatenpflanzen (REUTER UND ROBINSON, 1986; VESSEY ET AL., 1990).

Zu (3) Aufrechterhalten des Ladungsgleichgewichtes und der osmotischen Wirksamkeit ohne Chloridzugabe zu Ammonium

Wenn Sulfat das Begleitung zu einer Ammoniumernährung ist, verfügt die Pflanze über weniger Chlorid und muss Alternativen für den Ladungsausgleich und die osmotisch wirksamen Substanzen finden, um ihren Stoffwechsel und ihr Wachstum aufrechterhalten zu können.

Sulfat wird zu einem geringen Teil in der Wurzel reduziert, die höhere Reduktionsrate findet in den Blättern statt, da sie lichtabhängig ist (MARSCHNER, 1995). Bei Sulfater-nährung wird nur ein Teil des Sulfates in dieser Form in den Petiolen und Blättern gespeichert (Abbildung 4-7), der andere Teil in Form von organischen S-Verbindungen mobil verlagert (LÓPEZ-CANTARERO ET AL., 1994).

Anhand der Analyse am Ionenaustauschchromatograph wurden der Sulfatanteil und die Carboxylate in den einzelnen Pflanzengewebe ermittelt. Während Citrat in Wurzel, Stängel und Petiole nur sehr gering vorhanden ist ($0,5 - 3 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ TM}$), sind signifikante Einflüsse der Behandlungen sowie der Zeit auf die Oxalat- und Malatgehalte in Stängel und Petiole zu erkennen (Abbildung 4-9).

Zwar werden in der NH_4^+ o. Cl^- -Variante über die Zeit stärker abnehmende Gehalte an Sulfat als an Chlorid bei der NH_4^+ m. Cl^- -Variante im Xylemexudat festgestellt, dafür aber steigt der Gehalt an Carboxylaten, insbesondere von Malat und Oxalat stärker an (Tabelle 4-2). In den Wurzeln ist die Oxalat- und Malatkonzentration in der NH_4^+ o. Cl^- -Variante etwas höher als in den anderen beiden Behandlungen (Abbildung 4-9). Im Stängel und in der Petiole zeigen sich in dieser Variante vor allem zu Versuchsende hohe Oxalatgehalte. Steigende Oxalatgehalte gegenüber

einer von der Behandlung nicht weiter beeinflussten Konzentration von Malat deuten auf eine Priorität der NH_4^+ o. Cl^- -Variante zur Synthese von Oxalat hin. Allerdings wurden an den Blättern keine Oxalatmessungen vorgenommen, die Malat- und Citratgehalte bleiben in den Blättern auch unbeeinflusst von der Behandlung. Es kann nur vermutet werden, dass bei erhöhten Oxalatgehalten in Stängel und Petiole diese auch in den Blättern erhöht sein würden.

Mit einer verstärkten Synthese von Carboxylaten, vor allem Malat, können die NH_4^+ o. Cl^- -ernährten Pflanzen einen Mangel an Chlorid oder Nitrat ausgleichen (TINKER UND LÄUCHLI, 1988). Bei diesem Prozess werden H^+ Ionen freigesetzt, so dass der intrazelluläre pH und die Kationen-Anionen-Balance aufrechterhalten werden können (RAVEN UND SMITH, 1976).

Carboxylate können auch osmotisch aktiv sein, so dass dadurch dem Fehlen von Chlorid und Nitrat als Osmotikum entgegengewirkt werden kann. Ein Wachstum wie mit Chlorid und Nitrat kann nicht gewährleistet werden (TINKER UND LÄUCHLI, 1988).

4.5 Schlussfolgerung

Im letzten Kapitel lag der Focus auf den Begleitonen Chlorid und Sulfat, die nicht nur die Aufnahme des Ammoniums beeinflussen, sondern auch in der Pflanze verschiedene Auswirkungen haben. Nützlich war eine ^{15}N -Markierung zur genaueren Untersuchung der Aufnahme und Verlagerung von Nitrat und Ammonium. Folgende Resultate können verzeichnet werden:

- Ammonium wird mit Chlorid als Begleitung besser und schneller aufgenommen als mit Sulfat.
- Sulfat wird langsamer aufgenommen, verbleibt zum großen Teil in der Wurzel. Es lässt sich vermuten, dass in der Wurzel nur ein geringer, in den Blättern, in denen die höchsten Gehalte vorgefunden wurden, der größte Teil reduziert wird.
- Chlorid wird nicht in der Wurzel zurückgehalten, sondern in die Blätter transportiert, wo es als Osmotikum aktiv ist und Nitrat nahezu vollständig in dieser Funktion ersetzen kann.
- Auch in den Blättern der NH_4^+ m. Cl^- - und NO_3^- -Varianten waren hohe Sulfatgehalte zu finden, was für eine dortige Speicherung spricht.
- Die Sulfatgehalte in Stängel und Petiole sind geringer, während die Oxalatkonzentration in 48h in der NH_4^+ o. Cl^- -Variante ansteigt. So können die im Zuge des biochemischen pHstat gebildeten Carboxylate teilweise als alternatives Osmotikum genutzt werden.

5 Zusammenfassung

Ziel der durchgeführten Versuche war es, den Einfluss der N-Form (NO_3^- versus NH_4^+) und des Begleitions zu Ammonium (Cl^- versus SO_4^{2-}) sowie des Wasserangebotes (normales und geringes Wasserangebot) auf das Wachstum der Tomatenpflanze und die Qualität der Frucht zu untersuchen.

Dabei war es nicht die Intention, Toxizitätssymptome oder eine Nährstoffmangelsituation zu erzeugen. Die Nährlösung wurde auf den Bedarf der Pflanze so abgestimmt, dass keine akute Ammoniumtoxizität entstand und die durch die N-Form bedingten physiologischen Veränderungen frei von Artefakten hervortraten. Bei der Substratkultur wurde einer Versauerung der Rhizosphäre durch eine mit dem Ammoniumangebot gesteigerten Zugabe von CaCO_3 entgegen gewirkt. Zur Kontrolle wurde das Perkolat auf elektrische Leitfähigkeit, pH-Wert und $\text{NO}_3\text{-N}$ bzw. $\text{NH}_4\text{-N}$ untersucht.

Mit Hilfe von zwei Ernteterminen konnte der Entwicklungsstand der Pflanze und die entsprechend schwankenden Ansprüche an die N-Form und das Wasserangebot sowie an die Nährstoffgehalte erfasst werden.

Hierbei wurden die morphologischen Parameter erhoben, der Wasserhaushalt im Bezug auf die gesamte Pflanze und im Speziellen auf die Blattbasis untersucht.

Um detaillierte Untersuchungen an den einzelnen Gewebeteilen, insbesondere unter Berücksichtigung der Wurzel, durchführen zu können, wurden neben Substratversuchen in Perlite auch Nährlösungsversuche durchgeführt. In diesen wurden die Pflanzen zerlegt, um Aussagen zur Anreicherung oder Verlagerung und Verteilung einzelner Nährstoffe treffen zu können. Zur Beurteilung der Aufnahme und Verlagerung von Stickstoff wurde auf eine ^{15}N -Tracer-Technik zurückgegriffen.

Die Ergebnisse lassen sich wie folgt zusammenfassen:

1. Durch die gestaffelte Zugabe des Puffers CaCO_3 konnte der pH-Wert im leicht alkalischen bis neutralen Bereich gehalten werden, was für eine gute Verträglichkeit der ammoniumreichen Varianten mitverantwortlich war. Der Nitrifikationshemmer erwies sich als erfolgreich, da kein $\text{NO}_3\text{-N}$ im Perkolat gefunden

wurde. Somit waren die Voraussetzungen für eine gute Versuchsdurchführung gegeben.

2. In allen Versuchen zeigte ein Mischangebot von Nitrat und Ammonium einen positiven Einfluss auf die morphologischen Parameter im Vergleich zu einer alleinigen Nitrat- oder Ammoniumernährung. Bei der Zugabe des Begleitkations (Cl^- versus SO_4^{2-}) war mit Chloridzugabe eine reduzierte Spross- und Pflanzentrockenmasse, eine geringere Blattfläche und auch spezifische Blattfläche als unter Sulfatzugabe zu beobachten.
3. Im Hinblick auf das Wasserangebot waren unter mildem Wasserstress geringere Trockenmassen und auch ein geringerer Fruchtansatz festzustellen. Die Blattflächen wurden reduziert, die spezifische Blattfläche allerdings blieb vom Wasserangebot unbeeinflusst.
4. Mit Chlorid als Begleitung zu Ammonium war eine schnellere Aufnahme des Ammoniums zu verzeichnen als mit Sulfat.
5. Ein steigendes Ammoniumangebot führte ebenfalls zu verminderter Trockenmasse und einer verspäteten Reifung der Früchte. Diese Varianten investierten auf Kosten der Blatttrockenmasse in die Wurzeltrockenmasse, wie zu jedem Zeitpunkt sichtbar war, jedoch konnten in keiner Entwicklungsphase Wachstumsdepressionen erkannt werden.
6. Bei einem Ammoniumangebot wie auch bei mildem Wasserstress sank die Wasseraufnahmerate basierend auf der Wurzeltrockenmasse, die Wassernutzungseffizienz dagegen stieg. Die Transpirationsrate mit der Blattfläche als Bezugsbasis sank ebenfalls in Korrelation zur sinkenden Biomassenproduktion. Das Begleitkation Chlorid bewirkte im Gegensatz zu den in der Literatur beschriebenen Ergebnissen eine höhere Transpirations- und niedrigere Wasseraufnahmerate.
7. Eine Chloridretention konnte ebenfalls nicht wie oft in der Literatur beschrieben gefunden werden. Chlorid wurde nicht in der Wurzel zurückgehalten, son-

dern in den Spross verlagert. Dies führte zu einer eingeschränkten Aufnahme weiterer anderer Anionen, zum anderen bewies es die osmotische Funktion des Chlorids. Ein Ersatz des Nitrats durch das Chlorid war fast vollständig möglich. Im Gegensatz dazu waren in der NH_4^+ o. Cl^- -Behandlung im Zuge des biochemischen pHstat gebildete Carboxylate zu finden, die als alternative Osmotika fungieren können.

8. Während die mit NH_4^+ m. Cl^- -ernährten Pflanzen weder über Carboxylate noch über Zucker das Kationen-Anionen-Gleichgewicht aufrecht erhielten, waren in der NO_3^- -Variante erhöhte Zuckergehalte und in der NH_4^+ m. Cl^- -Variante sowohl höhere Zucker- als auch Carboxylatgehalte zu finden.
9. Hohe Sulfatgehalte in den Blättern aller Behandlungen deuteten auf die Speicherung des Sulfats in diesen Gewebeteilen hin. In der NH_4^+ o. Cl^- -Variante wurde Sulfat sowohl in den Blättern als auch in den Wurzeln gespeichert, was die hohen Sulfatgehalte auch in den Wurzeln bestätigten.
10. Bezüglich der Fruchtqualität erwies sich milder Wasserstress wie auch eine Ammonium enthaltende Nährlösung als günstig. Unter diesen beiden Voraussetzungen stiegen die Zuckergehalte an, was in Analogie anderer Untersuchungen auf eine erhöhte Translokationsrate zurückgeführt wurde. Entgegen den in der Literatur beschriebenen Versuchen waren keine erhöhten Citrat- und Oxalatgehalte zu finden.

Die Ergebnisse verdeutlichen, dass eine Ammoniumernährung bei gleichzeitig günstigem Versorgungszustand der Pflanze und unter optimalen pH- und EC-Werten keine Wachstumsdepressionen hervorruft und das Begleit-Chlorid sich bezüglich der Stickstoffaufnahme und der osmotischen Funktion bewährt. Weiter war es möglich, die positiven Auswirkungen eines Ammonium- und geringeren Wasserangebotes auf die Fruchtqualität herauszustellen.

Allerdings bedarf es noch weiterer Untersuchungen hinsichtlich der Auswirkungen des Begleit-Sulfats auf die Fruchtqualität und der möglichen osmotischen Alternativen. Wichtig wäre es auch, die Frucht in Abhängigkeit des Begleit-Sulfats zu Ammonium auf weitere Inhaltsstoffe zu prüfen.

6 Summary

The aim of the conducted experiments was to examine the N-form (NO_3^- versus NH_4^+) and the accompanying ion to ammonium (Cl^- versus SO_4^{2-}) as well as the water supply (normal and low water levels) on the growth of the tomato plant and the quality of the fruit.

At the same time, the intention was not to produce toxicity symptoms or a nutrient deficiency situation. The nutrient solution was selected according to the requirements of the plant in such a way that no acute ammonium toxicity was to be observed and that the physiological variations contingent to the N-form emerged free of artefacts. Acidification of the rhizosphere in the substrate culture was counteracted by an additional increase of CaCO_3 together with the ammonium supply. As a means of control, the percolate was tested for electrical conductivity, pH-value, $\text{NO}_3\text{-N}$ and respectively $\text{NH}_4\text{-N}$ content.

Two harvest dates helped to determine the developmental status of the plant. With regard to the respective status the fluctuating requirements regarding the N-form and the water supply, but also the nutrient content were established.

Here the morphological parameters were collected, the water balance with regard to the whole plant and specifically that of the leaf basis examined.

In order to carry out detailed experiments on the different tissue parts, with specific consideration to the root, trials were not only carried out with perlite as substrate but also with nutrient solution. Here the plants were dissected, in order to give information on the enrichment or displacement and distribution of the different nutrients. The ^{15}N -tracer-technique was used to assess the uptake and displacement of nitrogen.

The results can be summarized as follows:

1. By adding the buffer CaCO_3 the pH-value could be maintained in a slight alkaline to neutral range. This was also responsible for the good compatibility of the ammonium-rich variants. The nitrification inhibitor was considered successful as no $\text{NO}_3\text{-N}$ was found in the percolate. Thus, the requirements for successful experimental execution were given.

2. In all trials, a mixed supply of NO_3^- and NH_4^+ had a positive influence on the morphological parameters when compared with an exclusive nutrition of nitrate or ammonium. In supplementing the accompanying ion (Cl^- versus SO_4^{2-}) with chloride a reduced shoot and plant dry matter, as well as a lesser leaf area and specific leaf area could be observed than with the addition of sulphate.
3. With regard to water supply, it was noted that mild water stress led to less dry matter and also to the appearance of less fruit buds. The leaf areas were reduced, whilst the specific leaf area was not affected by the water supply.
4. With chloride as accompanying ion to ammonium a quicker absorption of ammonium was noted than with sulphate.
5. An increasing supply of ammonium also led to lower amounts of dry matter and a delayed maturation of the fruits. At all times it was evident that the investment of these variants in root dry matter was at the expense of leaf dry matter. However, growth depressions could not be identified at any time during the different developmental stages.
6. A supply of ammonium as well as mild water stress led to reduced rate of water uptake based on root dry matter, whilst the water use efficiency increased. Likewise, the transpiration rate based on leaf area fell in correlation to the falling production of biomass. In contrast to the results described in literature, the accompanying chloride ion caused a higher rate of transpiration and lower rate of water uptake.
7. Furthermore, chloride retention could not be found, as is often described in literature. Chloride was not held back in the root, but rather relocated to the sprout. On the one hand, this led to a further restrictive uptake of other anions, on the other hand it demonstrated the osmotic function of chloride. A substitution of nitrate through chloride was almost completely possible. In contrast, newly formed carboxylates could be found in the NH_4^+ without Cl^- treatment due to the biochemical pHstat taking place. These can act as alternative osmotica.

8. Whilst plants nourished with NH_4^+ with Cl^- could not maintain the cation-anion-balance through carboxylates or sugar, the NO_3^- variant noted higher sugar levels and the NH_4^+ with Cl^- variant higher sugar as well as carboxylate contents.
9. High sulphate contents in the leaves pointed to a storage of sulphate in these tissue parts in all treatments. In the NH_4^+ without Cl^- variant sulphate was stored in the leaves as well as in the roots. This was confirmed by the high sulphate level in the roots.
10. With regard to fruit quality mild water stress as well as a nutrient solution with ammonium proved to be favourable. Under these two premises the sugar contents rose, which in analogy to other studies can be ascribed to a higher rate of translocation. Contrary to experiments described in literature, higher levels of citrate and oxalate levels could not be found.

Indeed, the results clearly show that ammonium nutrition together with a favourable provisional status and under optimal pH and EC values does not evoke any growth depressions. Furthermore, the accompanying chloride ion stood the test in the uptake of nitrogen and in its osmotic function. Positive effects of ammonium and lower water supply could be shown with regard to fruit quality.

However, further investigations are needed with regard to the effects of the accompanying sulphate ion on the fruit quality and possible osmotic alternatives. Of equal importance would be the testing of substances in the fruit subject to the accompanying ion to ammonium.

7 Literaturverzeichnis

- ADAMS P. (1980): Nutrient uptake by cucumber from recirculating solutions. *Acta Horticulturae* 98, 119-126
- ADAMS P. (1986): Mineral Nutrition. In: *The Tomato Crop*, Chapter 7. Atherton und Rudich (Eds.), Chapman und Hall, London, 301-309
- ADAMS P. UND MASSEY D.M. (1984): Nutrient uptake by tomatoes from recirculating solutions. Sixth International Congress on Soilless Culture, Lunteren, Wageningen, 71-80
- ADAMS P. UND HO L.C. (1990): Effect of salinity on calcium transport in tomato. In: *Plant nutrition: physiology and applications*. Van Beusichem, M.L. (Ed.), 469-472
- ALI I.A., KAFKAFI U., YAMAGUCHI S. UND INANAGA S. (1998): Response of oilseed rape plant to low root temperature and nitrate:ammonium ratio. *J. of Plant Nutrition* 21, 1463-1481
- ALLEN S. UND SMITH J.A.C. (1986): Ammonium nutrition in *Ricinus communis*: Its effect on plant growth and the chemical composition of the whole plant, xylem and phloem saps. *J. of Experimental Botany* 37, 1599-1610
- ASTON M.J. UND LAWLOR D.W. (1979): The Relationship between Transpiration, Root Water Uptake, and Leaf Water Potential. *J. of Experimental Botany* 30 (114), 169-181
- ATWELL B., KRIEDEMANN P. UND TURNBULL C. (1999): *Plants in Action – adaption in nature, performance in cultivation*. Macmillan Education Australia PTY LTD
- AUERSWALD H., DREWS M. UND KRUMBEIN A. (1996): Der Einfluss unterschiedlicher Anbauverfahren auf Merkmale der inneren Qualität von Gewächshaustomaten im Jahresverlauf. *Gartenbauwissenschaft* 61 (2), 77-83
- AUERSWALD H., SCHWARZ D., KORNELSON C., KRUMBEIN A. UND BRÜCKNER B. (1999): Sensory analysis (QDA), sugar and acid content and consumer acceptance of two types of tomato varieties hydroponically grown and affected by different EC values of the nutrient solution. *Sci. Hortic.* 82, 227-242
- BALIBREA E., PARRA M., BOLARIN M.C. UND PEREZ-ALFOCEA F. (1999): PEG-osmotic treatment in tomato seedlings induces salt-adaption in adult plants. *Australian J. of Plant Physiology* 114, 475-481

- BAR Y., APELBAUM A., KAFKAFI U. UND GOREN R. (1997): Relationship between chloride and nitrate and its effect on growth and mineral composition of avocado and citrus plants. *J. of Plant Nutrition* 20, 715-731
- BARKER A.V. (1968): Ammonium interactions with proteins. *Biochim. Biophys. Acta* 168, 447-455
- BARKER A.V., MAYNARD D.N. UND LACHMAN W.H. (1967): Induction of tomato stem and leaf lesions, and potassium deficiency, by excessive ammonium nutrition. *Soil Science* 103 (5), 319-327
- BARKER A.V. UND MILLS H.A. (1980): Ammonium and nitrate nutrition of horticultural crops. In: *Horticultural Reviews*, Janick J. (Ed.), West Port, Connecticut, Vol. 2 AVI, 395-423
- BASIOUNY F. M., BASIOUNY K. UND MALONEY M. (1994): Influence of water stress on abscisic acid and ethylene production in tomato under different PAR levels. *J. of Horticultural Science* 69 (3), 535-541
- BENNET W.F., PESEK J. UND HANWAY J.J. (1964): Effect of nitrate and ammonium on growth of corn in nutrient sand culture. *Agron. J.* 56, 342-345
- BIJLSMA R.L., LAMBERS H. UND KOOIJMAN S.A.L.M. (2000): A dynamic whole-plant model of integrated metabolism of nitrogen and carbon. 1. Comparative ecological implications of ammonium-nitrate interactions. *Plant and Soil* 220, 49-69
- BLACKWELL R.D., MURRAY A.J.S., LEA P.J. UND JOY K.W. (1988): Photorespiratory amino donors, sucrose synthesis and the induction of CO₂ fixation in barley leaves deficient in glutamine synthetase and/ or glutamate synthase. *J. of Exp. Botany* 39, 845-858
- BLOM-ZANDSTRA M. UND LAMPE J.E.M. (1985): The effect of chloride and sulfate salts on the nitrate content in lettuce plants. *J. of Plant Nutrition* 6, 611-628
- BLOOM A.J. (1988): Ammonium and nitrate as nitrogen sources for plant growth. *ISI Atlas Sci.* 1, 55-59
- BONORA A., PANCALDI S., GUALANDRI R. UND FASULO M.P. (2000): Carotinoid and ultra-structure variations in plastids of *Arum italicum* Miller fruit during maturation and ripening. *J. of Experimental Botany* 51, 346, 873-884
- BOOGAARD R., DE BOER M., VENEKLAAS E.J. UND LAMBERS H. (1996): Relative growth rate, biomass allocation pattern and water use efficiency of three wheat culti-

- vars during early ontogeny as dependent on water availability. *Plant Physiology* 98, 493-504
- BORYS M.W., KNAFLEWSKI J. UND WOJCIECHOWSKI J. (1970): Yield and mineral elements content of some tomato tissues as influenced by N-NO₃:N-NH₄ ratio and N-level. *Agrochimica* XIV, 312-320
- BRITTO D.T., SIDDIQUE M.Y., GLASS A.D.M. UND KRONZUCKER H.J. (2001): Futile transmembrane NH₄⁺ cycling: A cellular hypothesis to explain ammonium toxicity in plants. *Proc. Nat. Acad. Sci. (PNAS)* 98, 4255-4258
- BRÜCK H., LUGERT I. UND SATTELMACHER B. (1999): Varietal differences in photosynthetic nitrogen use efficiency under varying water and nitrogen supply in winter rape (*Brassica napus* L.). In: Nutrient management under salinity and water stress. (Johnston A.E. und Glasscock J.), Dahlia, Greidinger International Symposium, Technion, Haifa, Israel, 337-350
- BRUINSMA J. (1963): The quantitative analysis of chlorophylls a and b in plant extracts. *Photochemistry and Photobiology* 2, 241-249, 1963
- BUBAN T., VARGA A., TROMP J., KNEGT E. UND BRUINSMA J. (1978): Effects of ammonium and nitrate nutrition on the levels of zeatin and amino nitrogen in xylem sap of apple rootstocks. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie* 89, 289-295
- BUSCHMANN C. UND GRUMBACH K. (1985): *Physiologie der Photosynthese*. Springer Verlag, Berlin, 86-93
- CASTELLI F., CONTILLO R. UND MICELI F. (1996): Non-destructive determination of leaf chlorophyll content in four crop species. *Journal of Agronomy and Crop Science* 177, 275-283
- CHAILLOU S., MOROT-GAUDRY J.-F., SALSAC L., LESANT C. UND JOLIVET E. (1986): Compared affects of NO₃ and NH₄ on growth and metabolism on French bean. *Physiol. Veg.* 24, 679-687
- CHAILLOU S., VESSEY J.K., MOROT-GAUDRY J.-F., RAPER C.D.JR., HENRY L.T. UND BOUTIN J.P. (1991): Expression of characteristics of ammonium nutrition as affected by pH of the root medium. *J. Experimental Botany* 42, 189-196
- CHAPAGAIN B.P., WIESMAN Z., ZACCAI M., IMAS P. UND MAGEN H. (2003): Potassium Chloride Enhances Fruit Appearance and Improves Quality of Fertigated Greenhouse Tomato as Compared to Potassium Nitrate. *Journal of Plant Nutrition* 26 (3), 643-658

- CERDÁ A., MARTINEZ F. UND CARO M. (1984): Growth of tomato plants as influenced by sulphate and phosphorus concentrations in the root media. VIth Int. Colloq. Optimization Plant Nutrition 1, 109-115
- CEREZO M., CARCIA-AGUSTIN P., SERNA M.D. UND PRIMO-MILLO E. (1997): Kinetics of nitrate uptake by citrus seedlings and inhibitory effects of salinity. Plant Science 126, 105-112
- CLAASSEN M.E.T. UND WILCOX G.E. (1974): Effect of nitrogen form on growth and composition of tomato and pea tissue. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 99, 171-174
- CLARK H.E. (1936): Effect of ammonium and of nitrate nitrogen on the composition of the tomato plant. Plant Physiology 11, 5-24
- CLAUSSEN W. (1986): Influence of fruit load and environmental factors on nitrate reductase activity and concentration of nitrate and carbohydrates in leaves of eggplant (*Solanum melongena*). Physiol. Plant 67, 73-80
- CLAUSSEN W. (2002): Growth, water use efficiency, and proline content of hydroponically grown tomato plants as affected by nitrogen source and nutrient concentration. Plant and Soil 247, 199-209
- CLAUSSEN W. UND LENZ F. (1995): Effect of ammonium and nitrate on net photosynthesis, flower formation, growth and yield of eggplants (*Solanum melongena* L.). Plant and Soil 171, 267-274
- CLAUSSEN W. UND LENZ F. (1999): Effect of ammonium or nitrate nutrition on net photosynthesis, growth, and activity of the enzymes nitrate reductase and glutamine synthetase in blueberry, raspberry and strawberry. Plant and Soil 208, 95-102
- COENEN C. UND LOMAX T.L. (1997): Auxin-cytokinin interactions in higher plants: old problems and new tools. Trends in Plant Science 2, 351-356
- CONKLIN P.L., PALLANCA J.E., LAST R.L. UND SMIRNOFF N. (1998): L-ascorbic acid metabolism in the ascorbate-deficient *Arabidopsis* mutant vtcl. Plant Physiology 115, 1277-1285
- COOPER A.J. (1972): The influence of container volume, solution concentration, pH and aeration on dry matter partition by tomato plants in water culture. Journal of Horticultural Science 47, 341-347
- COX W.J. UND REISENAUER H.M. (1973): Growth and ion uptake by wheat supplied nitrogen as nitrate, or ammonium, or both. Plant and Soil 38, 363-380

- CRAMER M.D. UND LEWIS O.A.M. (1993): The Influence of Nitrate and Ammonium Nutrition on the Growth of Wheat (*Triticum aestivum*) and Maize (*Zea mays*) Plants. *Annals of Botany* 72, 359-365
- DE KONING A.N.M. (1992): Modelling development and dry matter distribution of tomato. *Annu. Rep. Glasshouse Crops Research Station. Naaldwijk, The Netherlands*, 34
- DE KONING A.N.M. UND HURD R.G. (1983): A comparison of winter-sown tomato plants grown with restricted and unlimited water supply. *J. of Horticultural Science* 58 (4), 575-581
- DELHON P., GOJON A., TILLARD P. UND PASSAMA L. (1995): Diurnal changes of NO_3^- influx, efflux and N utilization in the plant during day/night cycle. *J. of Experimental Botany* 46, 1585-1594
- DORAIS M., PAPADOPOULOS A.P. UND GOSSELIN A. (2001): Influence of electric conductivity management on greenhouse tomato yield and fruit quality. *Agronomie* 21, 367-383
- DOWNTON W.J.S. (1985): Growth and mineral composition of the Sultana grapevine as influenced by salinity and rootstock. *Aust. J. Agric. Res.* 36 (3), 425-434
- EARL H.J. UND TOLLENAAR M. (1997): Maize Leaf Absorptance of Photosynthetically Active Radiation and its Estimation using a Chlorophyll-Meter. *Crop Physiology Metabolism, Crop Science* 37, 436-440
- ERRHEBI M. UND WILCOX G.E. (1990): Tomato growth and nutrient uptake pattern as influenced by nitrogen form ratio. *J. of Plant Nutrition* 13 (8), 1031-1043
- FINDENEGG G.R. (1987): A comparative study of ammonium toxicity at different pH of the nutrient solution. *Plant and Soil* 103, 239-243
- FINDENEGG G.R., SALIHU M. UND ALI N.A. (1982): Internal selfregulation of H^+ Ion concentration in acid damaged and healthy plants of *sorghum bicolor* (L.) Moench. In: *Plant Nutrition 1982. Proc. Intern Plant Nutrition Coll.I*, 174-179
- FINDENEGG G.R., NELEMANS J.A. UND ARNOZIS P.A. (1989): Effect of external pH and Cl^- on the accumulation of NH_4^+ -ions in the leaves of sugar beet. *J. of Plant Nutrition* 12 (5), 593-601
- FLORES P., CARVAJAL M., CERDÁ A. UND MARTÍNEZ V. (2001): Salinity and ammonium/nitrate interactions on tomato plant development, nutrition, and metabolites. *J. of Plant Nutrition* 24 (10), 1561-1573

- FLORES P., BOTELLA M.A., MARTÍNEZ V. UND CERDÁ A. (2002): Response to salinity of tomato seedlings with a split-root system: Nitrate uptake and reduction. *J. of Plant Nutrition* 25 (1), 177-187
- FLOWERS T.J. (1988): Chloride as a nutrient and as an osmoticum. *Adv. Plant Nutrition* 3, 55-78
- FRASER P.D., TRUESDALE M.D., BIRD C.R., SCHUCH W. UND BRAMLEY M. (1994): Carotenoid Biosynthesis during Tomato Fruit Development. *Plant Physiology* 105, 405-413
- FROMM J. UND ESCHRICH W. (1989): Correlation of ionic movements with phloem unloading and loading in barley leaves. *Plant Physiol. Biochem.* 27, 577-585
- GANMORE-NEUMANN R. UND KAFKAFI U. (1980A): Root temperature and percentage $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ effect on tomato plant development. I: Morphology and growth. *Agron. J.* 72, 758-761
- GANMORE-NEUMANN R. UND KAFKAFI U. (1980B): Root temperature and percentage $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ effect on tomato plant development. II: Nutrients composition of tomato plants. *Agron. J.* 72, 762-766
- GANMORE-NEUMANN R. UND KAFKAFI U. (1983): The effect of root temperature and $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ ratio on strawberry plants. I: Growth, flowering, and root development. *Agron. J.* 75, 941-947
- GARNIER E. UND LAURENT G. (1994): Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist* 128, 725-736
- GERENDÁS J. (1992): Einfluss von Form und Konzentration des Stickstoffangebotes auf Wachstum und Physiologie junger Maispflanzen (*Zea mays* L.). Dissertation Kiel
- GERENDÁS J. UND SATTELMACHER B. (1990): Influence of nitrogen form and concentration on growth and ionic balance of tomato (*Lycopersicon esculentum*) and potato (*Solanum tuberosum*). In: Plant nutrition – physiology and application. V. Beusichem M.L. (Ed.). Kluwer Academic Publisher, 33-37
- GERENDÁS J. UND SATTELMACHER B. (1995): Einfluss des Ammoniumangebotes auf Wachstum, Mineralstoff- und Polyamingehalt junger Maispflanzen. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 158, 299-305
- GERENDÁS J., RATCLIFFE R.G. UND SATTELMACHER B. (1995): The influence of nitrogen and potassium supply on the ammonium content of maize (*Zea mays* L.)

- leaves including a comparison of measurements made in vivo and in vitro. *Plant Soil* 173, 11-20
- GERENDÁS J., ZHU Z., BENDIXEN R., RATCLIFFE R.G. UND SATTELMACHER B. (1997): Physiological and Biochemical Processes Related to Ammonium Toxicity in Higher Plants. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 160, 239-251
- GIVAN C.V. (1979): Metabolic detoxification of ammonia in tissues of higher plants. *Phytochem.* 18, 375-382
- GLASS A.D.M. UND SIDDIQI M.Y. (1985): Nitrate inhibition of chloride influx in barley: Implications for a proposed chloride homeostat. *J. of Experimental Botany* 36 (165), 556-566
- GÖHLER F. UND MOLITOR H.-D. (2002): *Erdelose Kulturverfahren im Gartenbau*. Eugen Ulmer GmbH & Co, 96-99
- GÖMPEL H. (1992): Einfluss der Nutzungsform auf die Nährstoffdynamik typischer Böden Schleswig-Holsteins. Dissertation Kiel.
- GOERGES T. UND DITERT K. (1998): Improved Diffusion Technique for ^{15}N : ^{14}N Analysis of Ammonium and Nitrate from Aqueous Samples by Stable Isotope Spectrometry. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 29 (3+4), 361-368
- GOJON A., BUSSI C., GRIGNON C. UND SALSAC L. (1991): Distribution of NO_3^- reduction between roots and shoots of peach-tree seedlings as affected by NO_3^- uptake rate. *Physiol. Plant* 82, 505-512
- GUO S. (2001): The effects of N form (ammonium versus nitrate) on growth, photosynthesis and water uptake of *Phaseolus vulgaris* L. plants. Dissertation Kiel
- HÄNDEL R. UND WEHRMANN J. (1986A): Einfluss der NO_3^- bzw. NH_4^+ -Ernährung auf Ertrag und Nitratgehalt von Spinat und Kopfsalat. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 149, 290-302
- HÄNDEL R. UND WEHRMANN J. (1986B): Einfluss der Cl-Ernährung auf Ertrag und Nitratgehalt von Spinat und Kopfsalat. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 149, 303-313
- HARADA T., TAKAKI H. UND YAMADA Y. (1968): Effect of nitrogen sources on the chemical components of young plants. *Soil Sci. Plant Anal.* 14, 47-55
- HARE P.D., CRESS W.A. UND VAN STADEN J. (1998): Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress. *Plant, Cell and Environment* 21, 535-553

- HAYNES R. UND GOH K.M. (1978): Ammonium and nitrate nutrition of plants. *Biological Review* 53, 465-510
- HEITHOLT J.J. (1989): Water Use Efficiency and Dry Matter Distribution in Nitrogen- and Water-Stressed Winter Wheat. *Agronomy Journal* 81, 464-469
- HERDEL K., SCHMIDT P., FEIL R., MOHR A. UND SCHURR U. (2001): Dynamics of concentrations and nutrient fluxes in the xylem of *Ricinus communis* – diurnal course, impact of nutrient availability and nutrient uptake. *Plant, Cell and Environment* 24, 41-52
- HOHJO M. (2001): The growing technique for production of high quality tomatoes by controlling nutrient solution in NFT system. *Technical-Bulletin-of-Faculty-of Horticulture-Chiba-University*, 55, 123-153
- HORN M. UND VOLLANDT R. (1995): Multiple Test und Auswahlverfahren. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart
- HUSTED S., HEBBERN C.A., MATTSSON M. UND SCHJOERRING J.K. (2000): A critical experimental evaluation of methods for determination of N in plant tissue, xylem sap and apoplastic fluid. *Physiologia Plantarum* 109, 167-179
- JACKSON L.E. UND BLOOM A.J. (1993): Root distribution in relation to soil nitrogen availability in field-grown tomatoes. *Plant and Soil* 128, 115-126
- JENSEN C.R., MOGENSEN V.O., MORTENSEN G., FIELDSEND J. K., MILFORD G. F.J, ANDERSEN M. N. UND THAGE J. H. (1996): Leaf Photosynthesis and Drought Adaptation in Field-grown Oilseed Rape (*Brassica napus* L.). *Australian J. of Plant Physiology* 23, 631-644
- JESCHKE W.D. UND PATE J.S. (1991): Modelling of the partitioning, assimilation and storage of nitrate within the root and shoot organs of castor bean (*Ricinus communis* L.). *J. of Experimental Botany* 42, 1091-1103
- JEONG B.R. UND LEE C.W. (1996): Influence of Ammonium, Nitrate and Chloride on Solution pH and Ion Uptake by *Ageratum* and *Salvia* in Hydroponic Culture. *J. of Plant Nutrition* 19 (10+11), 1343-1360
- JUNGK A. (1967): Einfluss von Ammonium- und Nitrat-Stickstoff auf das Kationen-Anionen-Gleichgewicht in Pflanzen und seine Beziehung zum Ertrag. *Landw. Forsch., Sonderheft* 21, 50-63
- JUNGK A. (1977): Wirkung von Ammonium- und Nitratstickstoff auf das Wachstum und die Zusammensetzung von Pflanzen. *Landw. Forsch., Sonderheft* 33 II, 18-26

- KAFKAFI U. (1990): Root temperature, concentration and the ratio $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ effect on plant development. *Journal of Plant Nutrition* 13, 1291-1306
- KAFKAFI U., VOLARES N. UND LETAY J. (1982): Chloride interaction with NO_3^- and phosphate nutrition in tomato. *J. Plant Nutrition* 5 (12), 1369-1385
- KANDBINDER A., DA CRUZ C. UND KAISER W.M. (1997): Response of primary plant metabolism to the N-source. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 160, 269-274
- KENDALL A.C., WALLSGROVE R.M., HALL N.P., TURNER J.C. UND LEA P.J. (1986): Carbon and nitrogen metabolism in barley (*Hordeum vulgare* L.) mutants lacking ferredoxin-dependent glutamate synthase. *Planta* 168, 316-323
- KHAMIS M., ABBADI J., SATTELMACHER B., GERENDÁS J. UND KAFKAFI U. (2001): Influence of N form (NO_3^- versus NH_4^+) and salinity on tomato yield and fruit composition. In: *Plant Nutrition- Food security and sustainability of agro-ecosystems*. Kluwer Academic Publishers, 304-305
- KHAN M.G., SILBERBUSH M. UND LIPS S.H. (1994): Physiological studies on salinity and nitrogen interaction in alfalfa. II: Photosynthesis and transpiration. *J. of Plant Nutrition* 17 (4), 669-682
- KIRKBY E.A. UND MENGEL K. (1967): Ionic balance in different tissues of the tomato plant in relation to nitrate, urea, or ammonium nitrogen. *Plant Physiology* 42, 6-14
- KIRKBY E.A. UND HUGHES A.D. (1970): Some aspects of ammonium and nitrate nutrition in plant metabolism. In: *Nitrogen nutrition of the plant*. Kirkby E. A. (Ed.), University of Leeds, England, 69-77
- KIRKHAM M.B, GARDNER W.R. UND GERLOFF G.C. (1972): Stomatal Conductance of Differentially Salinized Plants. *Plant Physiology* 49, 345-347
- KITANO M., HAMAKOGA M., YOKOMAKURA F. UND EGUCHI H. (1996): Interactive dynamics of fruit and stem growth in tomato plants as affected by root water condition. *Biotronics* 25, 67-75
- KLAPWIJK D. UND DE LINT P.J.A.L. (1974): Fresh weight and flowering of tomato plants as influenced by container type and watering conditions. *Acta Horticulturae* 39, 237-247
- KOBASHI K., GEMMA H. UND IWAHORI S. (2000): Abscissic Acid Content and Sugar Metabolism of Peaches Grown under Water Stress. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 125 (4), 425-428

- LÄUCHLI, A. (1984): Salt exclusion: An adaption of legumes for crops and pastures under saline condititons. In: Salinity tolerance in plants – strategies for crop improvement. Staples R.C. (Ed). Wiley J and Sons, New York, NY
- LAMBERS H. UND POORTER H. (1992): Inherent variation in growth rate between higher plants: A Search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* 23, 187-261
- LANG B. UND KAISER W.M. (1994): Solute content and energy status of roots of barley plants cultivated at different pH on nitrate- or ammonium-nitrogen. *New Phytologist* 128, 451-459
- LAPUSHER D.R., FRANKEL R. UND FUCHS Y (1986): Tomato cultivar response to water and salt stress. *Acta Horticulturae* 190, 247-252
- LARSSON M. (1992): Translocation of Nitrogen in Osmotically Stressed Wheat Seedlings. *Plant Cell. Environment* 15, 447-453
- LEWIS O.A.M. UND CHADWICK S. (1983): An ^{15}N investigation into nitrogen assimilation in hydroponically-grown barley (*Hordeum vulgare* L. cv. Clipper) in response to nitrate, ammonium and mixed nitrate and ammonium nutrition. *New Phytologist* 95, 635-646
- LEWIS O.A.M., LEIDI E.O. UND LIPS S.H. (1989): Effect of nitrogen source on growth response to salinity stress in maize and wheat. *New Phytologist* 111, 155-160
- LI L.T., YUAN D.H. UND SUN Z.J. (1994): Influence of a Cl-containing fertilizer on Cl concentration in tobacco leaves. *J. Southwest Agric. Univ., China*, 16 (4), 415-418
- LIN W.C. (1999): The effect of NaCl addition and macronutrient concentration on fruit quality and flavour volatiles of greenhouse tomatoes. *Acta Horticulturae* 481, 487-493
- LINDT T. UND FELLER U. (1987): Effect of nitrate and ammonium on long distance transport in cucumber plants. *Bot. Helv.* 97, 45-52
- LIPS S.H., LEIDI E.O., SILBERBUSH M., SOLARES M.I.M. UND LEWIS O.E.M. (1990): Physiological aspects of ammonium and nitrate fertilization. *J. of Plant Nutrition* 13 (10), 1271-1289
- LIU L. UND SHELP B.J. (1996): Impact of chloride on nitrate absorption and accumulation by broccoli (*Brassica oleracea* var. italica). *Canadian Journal of Plant Science* 76, 367-377

- LÓPEZ J., BELL C. I., TREMBLAY N., DORAIS M. UND GOSSELIN A. (2002): Uptake and translocation of sulphate in tomato seedlings in relation to sulphate supply. *J. of Plant Nutrition* 25 (7), 1471-1485
- LÓPEZ-ANDRÉU F.J., LAMELA A., ESTEBAN R.M. UND COLLADO J.G. (1986): Evolution of quality parameters in the maturation stage of tomato fruit. *Acta Horticulturae* 191, 387-394
- LÓPEZ-CANTARERO I., GUZMÁN M., VALENZUELA J.L., DEL RÍO A. UND ROMERO L. (1992): Variations in nutrient levels in watermelon cultivars irrigated with saline water: Total ions. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 23 (17-20), 2749-2761
- LÓPEZ-CANTARERO I., DEL RÍO A., LORENTE F.A. UND ROMERO L. (1994): Effect of N and P upon foliar S. *Phyton* 55, 23-29
- LÓPEZ-CANTARERO I., BELAKBIR A. UND ROMERO L. (1995): Influence of the phenological stages on ionic alterations in aubergine plants (eggplant). *J. of Plant Nutrition* 18 (7), 1353-1370
- LURIE S., HANDROS A., FALLIK E. UND SHAPIRA R. (1996): Reversible Inhibition of tomato fruit gene expression at high temperature. *Plant Physiology* 110, 1207-1214
- LYCKLAMA J.C. (1963): The absorption of ammonium and nitrate by perennial ryegrass. *Acta Bot. Neerl.* 18, 84-94
- MAGALHAES J.R. UND WILCOX G.E. (1983A): Tomato growth and mineral composition as influenced by nitrogen form and light intensity. *Journal of Plant Nutrition* 6 (10), 847-862
- MAGALHAES J.R. UND WILCOX G.E. (1983B): Tomato growth and nutrient uptake patterns as influenced by nitrogen form and light intensity. *Journal of Plant Nutrition* 6, 941-956
- MAGALHAES J.R. UND WILCOX G.E. (1984A): Ammonium toxicity in tomato plants relative to nitrogen form and light intensity. *Journal of Plant Nutrition* 7 (10), 1477-1496
- MAGALHAES J.R. UND WILCOX G.E. (1984B): Growth, free amino acids and mineral composition of tomato plants in relation to nitrogen form and growing media. *J. of Amer. Soc. Hort. Sci.* 109 (3), 406-411
- MAGALHAES J.R. UND HUBER D.M. (1989): Ammonium assimilation in different plant species as affected by nitrogen form and pH control in solution culture. *Fert. Res.* 21, 1-6

- MAGHRABI Y.M.S., YOUNIES A.E. UND ABOZINAH F.S. (1985): Nitrogen metabolism in tomato seedlings. *Plant and Soil* 85, 403-411
- MARSCHNER H. (1995): Functions of Mineral Nutrients: Macronutrients. In: *Mineral Nutrition of Higher Plants*. Academic Press. 299-312
- MARSCHNER H. UND RÖMHELD, V. (1983): *In vivo* measurement of root-induced pH changes at the soil-root interface: Effect of plant species and nitrogen source. *Z. Pflanzenphysiologie* 111, 241-251
- MARTÍNEZ-CARRASCO R., PÉREZ P., HANDLEY L.L., SCRIMGEOUR C.M., IGUAL M., DEL MOLINO I.M. UND DE LA PUENTE L.S. (1998): Regulation of growth, water use efficiency and $\delta^{13}\text{C}$ by the nitrogen source in *Casuarina equisetifolia* Forst. & Forst. *Plant Cell Environ.* 21, 531-534
- MARQUES I.A., OBERHOLZER N.J. UND ERISMANN K.H. (1983): Effects of different nitrogen sources on photosynthetic carbon metabolism in primary leaves of non-nodulated *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Physiology* 71, 551-561
- MAYNARD D.N., BARKER A.V. UND LACHMAN W.H. (1968): Influence of potassium on the utilization of ammonium by tomato plants. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 92, 537-542
- MAYNARD D.N. UND BARKER A.V. (1969): Studies on the ammonium tolerance of plants. *J. amer. Soc. Hort. Sci.* 94, 235-239
- MCINTYRE G.I. (1997): The role of nitrate in the osmotic and nutritional control of plant development. *Australian J. of Plant Physiology* 24, 103-118
- MENGEL K. (1984): Aufnahme und Reduktion von Nitrat sowie Nitratgehalte in Pflanzen. *Landwirtschaftliche Forschung* 37, Kongressband, 146-157
- MENGEL K. UND KIRKBY E.A. (1987): *Principles of plant nutrition*. 4th ed. Potash Institute, Bern.
- MERKEL D. (1973): Der Einfluss des $\text{NO}_3:\text{NH}_4$ -Verhältnisses in der Nährlösung auf Ertrag und Gehalte an organischen und anorganischen Ionen von Tomatenpflanzen. *Zeitschrift f. Pflanzenernährung und Bodenkunde* 134, 236-246
- MINGO D.M., BACON M.A. UND DAVIES W.J. (2003): Non-hydraulic regulation of fruit growth in tomato plants (*Lycopersicon esculentum* cv. Solairo) growing in drying soil. *J. of Experimental Botany* 54, No 385, 1205-1212
- MITCHELL J.P., SHENNAN C., GRATTAN S.R. UND MAY D.M. (1991): Tomato fruit yields and quality under water deficit and salinity. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 116, 215-221

- MÜHLING K.H. UND LÄUCHLI A. (2001): Influence of chemical form and concentration of nitrogen on apoplastic pH of leaves. *J. of Plant Nutrition* 24 (3), 399-411
- NAGATA UND YAMASHITA (1992): *Nippon Shokuhin kogo yo Gakkaishi*, 39, 925-928
- NAGY, S. (1980): Vitamin C contents of citrus fruit and their products: a review. *J. Agric. Food. Chem.* 28, 8-18
- NUKAYA A., VOOGT W. UND SONNEVELD C. (1992): Effects of NO₃, SO₄ and Cl ratios on tomatoes grown in a recirculation system. *Acta Hortic.* 303, 91-98
- NOVOZAMSKY J., HOUBA V.J.G., VAN ECK R. UND VAN VARK W. (1983): A novel digestion technique for multielement plant analysis. *Comm. Soil Sci. Plant Analysis* 14, 239-249
- OTA K., TEZUKA T. UND YAMAMOTO Y. (1988): Changes in Crassulacean acid metabolism of *Kalanchoe blossfeldiana* by different nitrogen sources. *Plant Cell Physiology* 29, 533-537
- PALMER S.J., BERRIDGE D.M., McDONALD A.J.S. UND DAVIES W.J. (1996): Control of leaf expansion in sunflower (*Helianthus annuus* L.) by nitrogen nutrition. *J. of Experimental Botany* 47, 359-368
- PAPADOPOULOS I. UND RENDIG V.V. (1983): Interactive effects of salinity and nitrogen on growth and yield of tomato plants. *Plant Soil* 73, 47-57
- PÉREZ-ALFOCEA F., BALIBREA M.E., ALARCÓN J.J. UND BOLARÍN M.C. (2000): Composition of Xylem and Phloem Exudates in Relation to the Salt-tolerance of Domestic and Wild Tomato Species. *J. Plant Physiol.* 156, 367-374
- PETERSEN K.K., WILLUMSEN J. UND KAACK K. (1998): Composition and taste of tomatoes as affected by increased salinity and different salinity sources. *J. Hortic. Sci. biotechnol.* 73, 205-215
- PEUKE A.D. UND JESCHKE W.D. (1993): The Uptake and Flow of C, N and Ions between Roots and Shoots in *Ricinus communis* L. *J. of Experimental Botany* 44(264), 1167-1176
- POLIZOTTO K.R., WILCOX G.E. UND JONES C.M. (1975): Response of growth and mineral composition of potato to nitrate and ammonium nitrogen. *J. of Amer. Society of Hort. Science* 100, 165-168
- RAAB T.K. UND TERRY N. (1994): Nitrogen Source Regulation of Growth and Photosynthesis in *Beta vulgaris* L. *Plant Physiology* 105, 1159-1166

- RAAB T.K. UND TERRY N. (1995): Carbon, nitrogen, and nutrient interactions in *Beta vulgaris* L. as influenced by nitrogen source. NO_3^- versus NH_4^+ . Plant Physiology 107, 575-584
- RADIN J.W. (1978): A physiological basis for the division of nitrate assimilation between roots and leaves. Plant Sci. Lett 13, 21-25
- RAVEN J.A. (1985): PH regulation in plants. Science Prog. Oxf. 69, 495-509
- RAVEN J.A. UND SMITH F.A. (1976): Nitrogen assimilation and transport in vascular land plants in relation to intracellular pH regulation. New Phytologist 76, 415-431
- RAVEN J.A., WOLLENWEBER B. UND HANDLEY L.L. (1992): A comparison of ammonium and nitrate as nitrogen sources for photolithotrophs. New Phytologist 121, 19-32
- RAVEN J.A. UND SPRENT J.I. (1993): Nitrogen assimilation and its role in plant water relations. In: Water Deficits. Plant Responses from Cell to Community. Smith J.A.C. und Griffiths H. (Eds.), Bios Scientific Publishers, Oxford, 205-219
- RAYLE D.L., ROSS C.W. UND ROBINSON N. (1982): Estimation of osmotic parameters accompanying zeatin-induced growth of detached cucumber cotyledons. Plant Physiology 70, 1634-1636
- REISENAUER H.M. (1978): Absorption and utilization of ammonium nitrogen by plants. In: Nitrogen in the environment. Nielsen D.R und Mac Donald J.G. (Eds.), Vol.2, 157-189, Acad. Press, New York
- RENQUIST A.R., ENGLISH J.M. UND REID J.B. (2001): Temperature, but not ethephon, influences fruit pH of processing tomato. HortScience 36 (4), 661-663
- REUTER D.J. UND ROBINSON J.B. (1986): Plant Analysis – An Interpretation Manual. Inkata Press, Melbourne and Sydney, 181-183
- RIDEOUT J.W. UND RAPER C.D. (1994): Diurnal changes in net uptake of nitrate are associated with changes in estimated export of carbohydrates to roots. International Journal of Plant Sciences 155, 173-179
- ROLIN D., BALDET P., JUST D., CHEVALIER C., BIRAN M. UND RAYMOND P. (2000): NMR study of low subcellular pH during the development of cherry tomato fruit. Australian J. of Plant Physiology 27 (1), 61-69
- SALSAC L., CHILOU S., MOROT-GAUDRY J.F., LESANT C. UND JOLIVET E. (1987): Nitrate and ammonium nutrition in plants. Plant Physiol. Biochem. 25, 805-812

- SANDOVAL-VILLA M., WOOD C.W. UND GUERTAL E.A. (1999): Effects of Nitrogen Form, Nighttime Nutrient Solution Strength, and Cultivar on Greenhouse Tomato Production. *J. of Plant Nutrition* 22, 1931-1945
- SARANGA Y., ZAMIR D., MARANI A. UND RUDICH J. (1993): Breeding tomatoes for salt tolerance: Variations in ion concentrations associated with response to salinity. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 118 (3), 405-408
- SATTELMACHER B. UND MARSCHNER H. (1978): Nitrogen nutrition and cytokinin activity in *Solanum tuberosum*. *Physiologia Plantarum* 42, 185-189
- SCHENK M. (1977): Einfluss von Ammoniak im Nährsubstrat auf Wachstum, Nährelementgehalt und Stoffwechselprozesse verschiedener Pflanzenarten. Dissertation TU Hannover
- SMICIKLAS K.D. UND BELOW F.E. (1992): Role of cytokinins in enhanced productivity of maize supplied with NH_4^+ and NO_3^- . *Plant Soil* 142, 307-313
- SMITH T.S., CLARK C.J., BUWALDA J.G. UND GRAVETT I.M. (1988): Influence of light and form of nitrogen on chlorine requirement of kiwifruit. *New Phytologist* 110, 5-12
- SONNEVELD C. UND WELLES G.W.H. (1990): Yield and quality of rockwool-grown tomatoes as affected by variations in EC-value and climatic conditions. *Plant and Soil* 111, 37-42
- SONNEVELD C. UND VOOGT W. (1990): Response of tomatoes (*Lycopersicon esculentum*) to an unequal distribution of nutrients in the root environment. *Plant and Soil* 124, 251-256
- SONNEVELD C. UND VAN DER BURG A.A.M. (1991): Sodium chloride salinity in fruit vegetable crops in soilless culture. *Neth. J. Agric. Sci.* 39, 115-122
- STEINGRÖVER E.G. (1986): Nitrate-accumulation in spinach: uptake and reduction of nitrate during a dark or a 'low light' night period. *Plant and Soil* 91, 429-432
- SUN J.D., LOBODA T., SUNG S.J.S. UND BLACK C.C.JR. (1992): Sucrose synthase in wild tomato, *Lycopersicon chmielewskii*, and tomato fruit sink strength. *Plant Physiology* 98 (3), 1163-1169
- TAN C.S., CORNELISSE S. AND BUTTERY B.R. (1981): Transpiration, Stomatal Conductance, and Photosynthesis of Tomato Plants with Various Proportions of Root System Supplied with Water. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 106, 147-157
- TAIZ L. UND ZEIGER E. (1998): *Plant Physiology*. Sunderland: Sinauer Associates, Inc.

- THOMS K. (1992): Einfluss eines plazierten Mineralstoffangebotes auf die Morphologie und Physiologie des seminalen Wurzelsystems von Mais (*Zea mays* L.). Dissertation Kiel
- TINKER B. UND LÄUCHLI A. (1988): Advances in Plant Nutrition. Praeger Publishers, One Madison Avenue, New York
- TOLLEY-HENRY L. UND RAPER C.D.JR. (1986): Utilization of ammonium as a nitrogen source. Effects of ambient acidity on growth and nitrogen accumulation by soybean. Plant Physiology 82, 54-60
- VALENZUELA J.L. (1987): Aplicación de nitratos y su acción sobre el metabolismo mineral y bioquímico en plantas de *Cucumis sativus* L. var. y *Lycopersicon esculentum* Mill. var. Dombo. Baccalaureate Thesis. University of Granada, Spain
- VALENZUELA J.L. (1990): Influencia de la fertirrigación y el agua salobre sobre el metabolismo mineral y bioquímico en plantas de melón (*Cucumis melo* L. var. Galia). Dissertation. University of Granada, Spain
- VAN BEUSICHEM M.L., KIRKBY E.A. UND BAAS R. (1988): Influence of Nitrate and Ammonium Nutrition on the Uptake, Assimilation, and Distribution of Nutrients in *Ricinus communis*. Plant Physiology 86, 914-921
- VAN DER BOON J., STEENHUIZEN J.W. UND STEINGRÖVER E.G. (1990): Growth and nitrate concentration of lettuce as affected by total nitrogen and chloride concentration, NH_4/NO_3 ratio and temperature of the recirculating nutrient solution. Journal of Horticultural Science 65, 309-321
- VEEN B.W. UND KLEINENDORST A. (1986): The role of nitrate in osmoregulation of italian ryegrass. Plant Soil. 91, 433-436
- VEIT-KÖHLER U. (1999): Effect of different water supply on plant growth and fruit quality of *Lycopersicon esculentum*. J. Plant Nutr. Soil Science 162, 583-588
- VEIT-KÖHLER U., KRUMMBEIN A. UND KOSEGARTEN H. (2001): Different water supply influences growth and fruit quality in tomato (*Lycopersicon esculentum* L.). In: Plant nutrition – Food security and sustainability of agro-ecosystems. Kluwer Academic Publishers, 308-309
- VESSEY J.K., RAPER D.C.JR. UND HENRY L.T. (1990): Effect of Ammonium sulfate, ammonium chloride and root-zone acidity on inorganic ion content of tobacco. J. of Plant Nutrition 13 (7), 827-842

- VILLORA G., PULGAR G., MORENO D.A. UND ROMERO L. (1998): Plant Nitrogen Characteristics of a Semi-Salt-Tolerant Zucchini Variety to Sodium Chloride Treatments. *J. of Plant Nutrition* 21 (11), 2343-2355
- VON WILLERT D.J., MATYSSEK R. UND HERPPICH W. (1995): Wasserpotential. In: Experimentelle Pflanzenökologie, Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 48ff und 240ff
- VOOGT W. (1993): Nutrient uptake of year round tomato crops. *Acta Horticulturae* 339, 99-112
- VOOGT W. UND SONNEVELD C. (2004): Interactions between Nitrate (NO₃) and Chloride (Cl) in Nutrient Solutions for Substrate grown Tomato. *Acta Hort.* 644, 359-368
- WAKIMOTO K. UND YAMADA Y. (1985): Effect of ammonium excess on tomato plants: II Changes of respiration under ammonium excess. *Sci. Bull. Fac. Agr. Kyushu Univ.* 39, 115-120
- WALCH-LIU P., NEUMANN G., BANGERTH F. UND ENGELS C. (2000): Rapid effects of nitrogen form and leaf morphogenesis in tobacco. *J. of Experimental Botany* 51, 343, 227-237
- WHEELER G.L., JONES M.A. UND SMIRNOFF N. (1998): The biosynthetic pathway of vitamin C in higher plants. *Nature* 393, 365-369
- WILKINSON S. UND DAVIES W.J. (2002): ABA-based chemical signalling: the co-ordination of responses to stress in plants. *Plant, Cell and Environment* 25, 195-210
- WILCOX G.E., MAGALHAES J.R. UND SILVA F.L.I.M. (1985): Ammonium and nitrate concentration as factors in tomato growth and nutrient uptake. *J. of Plant Nutrition* 8 (11), 989-998
- WINTER K., USUDA H., TUZUKI M., SCHMITT M., EDWARDS G.E., THOMAS R.J. UND EVERT R.F. (1982): Influence of nitrate and ammonia on photosynthetic characteristics and leaf anatomy of *Moricandia arvensis*. *Plant Physiology* 70, 616-625
- WWW.DGE.DE: Ernährungsbericht 2004, Forschung Klinik, Praxis 02/2005, Kapitel 4-9
- XU H.L., LOPEZ J., RACHIDI F., TREMBLAY N., GAUTHIER L., DESJARDINS Y. UND GOSSELIN A. (1994): Effect of sulphate on photosynthesis in greenhouse-grown tomato plants. *Physiologia Plantarum* 96, 722-726
- XU G., MAGEN H., TARCHITZKY J. UND KAFKAFI U. (2000): Chloride in Plants. In: Advances in Chloride Nutrition of Plants. *Advances in Agronomy* (68), 103-149

- YIN Z.H. UND RAVEN J.A. (1998): Influences of different nitrogen sources on nitrogen- and water use efficiency, and carbon isotope discrimination in C_3 *Triticum aestivum* L. and C_4 *Zea mays* L. plants. *Planta* 205, 574-580
- ZHU Z. UND JIANG Y. (1994): Effects of different nitrogen forms on the growth and nitrate accumulation of non-heading Chinese cabbage. *Plant Physiology Communications* 30, 198-201
- ZHU Z., GERENDÁS J. UND SATTELMACHER B. (1999): Verminderung der Nitratgehalte von (Pak-choi) *Brassica chinensis* durch Ersatz von Nitrat durch Harnstoff und Chlorid. VDLUFA-Schriftenreihe. VDLUFA-Verlag, Darmstadt. No. 52 (Kongressband), 175-178.
- ZHU Z., GERENDÁS J., BENDIXEN R., SCHIRMER K., TABRIZI H., SATTELMACHER B. UND HANSEN U.P. (2000): Different tolerance to light stress in NO_3^- und NH_4^+ -grown *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Biol.* 2, 558-570
- ZIEGLER H. (1975): Nature of substances in phloem. In: *Encyclopedia of Plant Physiology*. Vol 1, Zimmermann M.H. und Milburn J.A. (Eds.). 59-138
- ZORNOZA P., CASELLES J. UND CARPENA O. (1987): Response of pepper plants to $\text{NO}_3:\text{NH}_4$ ratio and light intensity. *J. of Plant Nutrition* 10, 773-783

Danksagung

In Memoriam möchte ich mich an erster Stelle bei Herrn Prof. Dr. B. Sattelmacher, der tragischerweise vor Vollendung dieser von ihm betreuten Arbeit am 21. November 2005 verstarb, bedanken. Er überließ mir dieses Teilprojekt innerhalb eines trilateralen Projektes und ermöglichte mir einen dreimonatigen Forschungsaufenthalt am CSIRO in der Arbeitsgruppe von J. Passioura in Canberra (Australien).

Ein großes Dankeschön geht an meinen Doktorbetreuer Dr. habil. Jóska Gerendás, der mich sowohl bei der Versuchsdurchführung als auch bei der Niederschrift mit wichtigen Anregungen und Hinweisen unterstützte. Er wurde für mich zu einem unersetzbaren Diskussions- und Gesprächspartner. Vor allem weiß ich seinen Einsatz, seine Wochenenden zu opfern, zu schätzen.

Weiter möchte ich mich bei allen Beschäftigten des Institutes Pflanzenernährung bedanken. Die Anregungen, Hilfen bei Analysen oder Ernten und auch Aufmunterungen vor allem in der Endphase waren für mich immer sehr wertvoll.

Hierbei möchte ich mich insbesondere bei der Technischen Assistentin dieses Projektes, Stephanie thor Straten, für Ihren beispiellosen Einsatz und Ihren Elan im Gewächshaus und im Labor bedanken. Die Zusammenarbeit war hervorragend.

Ebenfalls möchte ich mich bei meinen Eltern für jegliche Unterstützung bedanken. Bei meiner Schwester möchte ich mich für Ihren beispiellosen und mobilen Einsatz als Kinderfrau und Lektorin bedanken.

Zum Schluss möchte ich noch meiner eigenen kleinen Familie Danke sagen: Meinen Kindern Ida und Eske, die ohne Murren sich tageweise von Freunden und Großeltern haben betreuen lassen und sich oft alleine beschäftigten, bei meinem Mann Joachim, der mich entlastete und in jeder Hinsicht unterstützte. Immer wieder hat er mich zur Fertigstellung dieser Arbeit ermutigt. DANKE!

LEBENS LAUF

Angaben zur Person:

- Familienstand: verheiratet, zwei Kinder
- Staatsangehörigkeit: deutsch
- Geburtsdatum: 23.04.1972
- Geburtsort: Uffenheim, Bayern

Ausbildung:

1994 – 1999	Universität Kiel: Studium der Agrarwissenschaften (Pflanzenproduktion, Abschluss: Dipl.-Ing. agr.)
NOV. 1999	Diplomarbeit "Wasser- und Stickstoffnutzungseffizienz bei Raps"
1992 – 1994	TFH Berlin Studium des Maschinenbaus (ohne Abschluss)
1982 – 1991	Gymnasium Uffenheim Christian-v. Bomhard Schule (Abschluss "allgemeine Hochschulreife")
1978 – 1982	Grundschule: Uffenheim

Berufserfahrung:

1999 – 2002	Universität Kiel Institut für Pflanzenernährung und Bodenkund: <ul style="list-style-type: none">• Projektarbeit der DFG als wissenschaftliche Mitarbeiterin mit Promotionsmöglichkeit• 3-monatiger Forschungsaufenthalt im CSIRO, Canberra (Australien)
1998	Universität Kiel Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung: <ul style="list-style-type: none">• Projektarbeit: Mitarbeit an einer Studie für die Union zur Förderung von Öl- und Proteinpflanzen e.V. (UFOP)
1995 – 1998	Universität Kiel Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung: Hilfswissenschaftlerin

